УДК 581; 581.9

© Б. А. Юрцев, А. Е. Катенин, Т. М. Королева, И. Б. Кучеров, В. В. Петровский, О. В. Ребристая, Н. А. Секретарева, О. В. Хитун, Е. А. Ходачек

ОПЫТ СОЗДАНИЯ СЕТИ ПУНКТОВ МОНИТОРИНГА БИОРАЗНООБРАЗИЯ АЗИАТСКОЙ АРКТИКИ НА УРОВНЕ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР: ЗОНАЛЬНЫЕ ТРЕНДЫ

B. A. YURTSEV, A. E. KATENIN, T. M. KOROLEVA, I. B. KUCHEROV, V. V. PETROVSKY, O. V. REBRISTAYA, N. A. SEKRETAREVA, O. V. KHITUN, E. A. KHODACHEK. AN ATTEMPT OF A BIODIVERSITY MONITORING NETWORK CREATION IN THE ASIAN ARCTIC AT THE LEVEL OF LOCAL FLORA: ZONAL TRENDS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 10.01.2001

Показано, что одним из базовых уровней долгосрочного мониторинга биоразнообразия (БР) растительного мира является уровень локальных (ЛФ), или конкретных флор, приблизительно соответствующий флорам ландшафтов. Рассмотрены 6 основных функций сети пунктов мониторинга БР, в их числе — выявление пространственных, временны́х и пространственно-временны́х трендов БР. Приводится информация о сети пунктов мониторинга БР азиатской Арктики на уровне ЛФ, создаваемой сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН РАН и включающей в себя 130 базовых и 30 дополнительных ЛФ. Соответствующая база данных включает в себя списки ЛФ и паспортные данные о пунктах мониторинга; она создана на основе специальной версии информационной системы IBIS, разработанной А. А. Зверевым. Возможности выявления и анализа пространственных трендов БР на базе сети ЛФ проиллюстрированы на 4 параметрах ЛФ, чувствительных к термоклиматической зональности. Установлено, что зональные изменения по некоторым параметрам проявляются резко неодинаково в 6 сравниваемых подпровинциях 3 провинций Арктической флористической области.
Ключевые слова: сеть пунктов мониторинга биоразнообразия, локальные флоры, азиатская Арктика, зональные тренды.

Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор: значение и принципы создания сети пунктов

Одним из опорных уровней выявления и оценки биологического разнообразия (БР) является уровень конкретных (элементарных), или локальных флор, приближенно соответствующий флорам ландшафта (Юрцев, 1992, 1997). Конвенция о БР, принятая на специальной сессии ООН в 1972 г. в Рио-де-Жанейро, предполагает не только оценку БР стран и природных выделов биоты, но и ее периодическую переоценку — мониторинг — по тем же параметрам, по которым проводилась оценка состояния данной локальной флоры (ЛФ) в разные временны́е интервалы; разные временны́е состояния ЛФ сравниваются с помощью тех же мер сходства, которыми оценивается сходство ЛФ разных пунктов в данный отрезок времени.[1]

[1] Часто в качестве синхронных рассматриваются списки ЛФ, изученных в разные интервалы времени. При биомониторинге необходимо учитывать не только координаты расстояния, но также и времени и соответственно различия фаз флуктуационных или направленных изменений климата в моменты изучения флор(ы).

Поэтому инвентаризация должна проводиться с учетом задачи последующей реинвентаризации, а для ранее изученных флор, где это требование соблюдено не полностью, желательно дообследование (например, для точной фиксации местонахождений особо редких видов, оценки активности и т. д.).

Даже в пределах фитохорий с одинаковым макроклиматом наблюдается мозаичность ландшафтов, отражающая различия в наборе и соотношении форм рельефа и литологии. Поэтому набор (сеть) эталонных участков для мониторинга должен быть представительным не только для биохорологического разнообразия территории, но и для набора местоположений (энтопий), а стало быть, требуется определенная плотность сети пунктов мониторинга. Эта сеть не только отражает биохорологическое разнообразие территории, позволяя предложить необходимые меры охраны наиболее ранимых элементов БР (в первую очередь видов и их популяций, а также реликтовых комплексов в целом), но и позволяет выявить тренды БР — пространственные (в данные период) и временны́е, сопоставить их с пространственными и временны́ми изменениями климата (анализ причин), дать сигнал о необходимости охраны приоритетных объектов, набор которых может со временем меняться. Кроме того, постепенное накопление длительных рядов наблюдений за фиксированными биологическими объектами может дать прямые свидетельства о сукцессионной динамике, эволюционных и микроэволюционных процессах, филоценогенезе, флорогенезе (Юрцев, 1997).

Для мониторинга климатогенных изменений биоразнообразия особое значение приобретает фиксация распространения и состояния индикаторных видов (функциональных в смысле Holten, 1990), находящихся на данной территории вблизи хотя бы одной климатической границы распространения (обычных в пределах своего ареала) и поэтому чутко реагирующих на изменения климата.

Обычно в качестве объекта фитомониторинга рассматриваются отдельные (например, редкие либо индикаторные) виды, популяции, отдельные процессы (например, параметры фотосинтеза, дыхания, первичная продукция) или сообщества (например, вдоль трансекты, пересекающей основные типы местообитаний). Осознание конкретных, или локальных, флор, флор ландшафта в качестве б а з о в ы х   о б ъ е к т о в   м о н и т о р и н г а   б и о р а з н о о б р а з и я имело место в рамках школы сравнительной флористики А. И. Толмачева, где впервые были сформулированы и обоснованы вышеназванные понятия. Качественный состав флоры более консервативен, нежели названные выше другие показатели, однако масштаб прогнозируемых глобальных изменений климата таков, что можно ожидать существенных изменений даже самого набора видов ЛФ, не говоря уж об их весовых характеристиках (внутриландшафтной активности и ее основных компонентов; Юрцев, 1968, 1998). Качественный состав видов локальной флоры, безусловно, более объективный показатель биоразнообразия. Учет всего видового разнообразия позволяет избежать произвола при выделении объектов учета изменений БР, анализировать изменения состава и соотношения видов всех географических, географо-генетических и эколого-ценотических плеяд, выявить группы видов (или даже флороценотические комплексы) с противоположными динамическими тенденциями. Дополнение регистрации присутствия (или отсутствия) вида теми или иными весовыми характеристиками его экотопологической активности, его распределения по местообитаниям и сообществам дает очень важные дополнительные материалы для суждения о динамических процессах во флорах пунктов мониторинга и фитохорий, которым они принадлежат. Таким образом, мы получим важный материал для выяснения причин и факторов динамики биологического (биохорологического) разнообразия автотрофных компонентов биоты на одном из важнейших уровней ее пространственной организации.

Проект создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия в Российской Арктике

Сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН с 1955 г. накоплен обширный материал по ЛФ азиатской Арктики (около 500 ЛФ), который можно использовать как базу для создания сети мониторинга. Подавляющее большинство ЛФ, включенных в сеть мониторинга, изучено авторами статьи. Исключение составляют ЛФ п-ова Таймыр: здесь основная часть ЛФ охарактеризована по литературным данным (Матвеева, 1979; Соколова, 1982; Матвеева, Заноха, 1997; Поспелова, 1994а, б, 1995, и др.). При этом появилась возможность провести отбор ЛФ для включения в сеть мониторинга, следуя определенным принципам, более полно изложенным ранее (Юрцев, 1977). В качестве наиболее важных назовем: представительность для определенного выдела ботанико-географического районирования (например, определенного сектора той или иной зоны или подзоны), наличие уникальных ботанических объектов (в том числе реликтовых видов или комплексов видов, локальных эндемиков, растений редких экотопов). Наряду с локальными флорами, расположенными целиком в пределах того или иного ботанико-географического выдела, ценными для целей мониторинга БР могут быть ЛФ экотонных полос, ботанико-географических рубежей, растительный покров (флора, растительность) которых может наиболее чутко реагировать на перемены климата, так как здесь обычно сосуществуют или соседствуют контрастные (и викарные) биогеографические элементы (зональные, секторальные (например, континентальные и океанические)); поэтому виды, выпадающие вследствие перемены климата, сразу находят себе замену из числа викарной климатической группы видов.[2]

Важным условием является достаточная полнота выявления видового разнообразия ЛФ (контрольными цифрами для оценки этого важного показателя могут служить данные о видовом богатстве других ЛФ того же дробного ботанико-географического выдела — со сходными ландшафтными условиями и набором экотопов). Обязательно включение в паспорт данного пункта мониторинга сведений о времени (дате и продолжительности) обследования ЛФ, составе коллекторов. Аргументами за включение ЛФ в сеть мониторинга являются также наличие: а) бонитировки видов по их активности (и ее компонентам); б) эколого-ценотической характеристики каждого вида в пункте обследования, что особенно важно для индикаторных видов; в) точной топографической привязки наиболее ценных флористических находок; г) изученности видового состава и других групп растительных организмов (особенно мохообразных и лишайников). Очень ценно, если тот же участок специально обследован в геоботаническом отношении и имеется значительное количество геоботанических описаний либо списков видов парциальных флор или ценофлор. Образцы паспорта-анкеты локальной флоры и перечня критериев для включения ЛФ в сеть пунктов мониторинга приведены в табл. 1.

Для включения в сеть мониторинга нами было отобрано 130 базовых ЛФ (отвечающих основным критериям) и 30 вспомогательных, дополняющих спектр экотопов в том случае, если какие-либо «незаменимые» экотопы отсутствуют в базовых ЛФ той же фитохории. Сразу же были обнаружены очевидные пробелы в сети (рис. 1). Так, на Полярном Урале изучено всего 4 ЛФ в его южной части, расположенные: 2 — в подзоне южных гипоарктических тундр (экотон к северной и даже южной лесотундре) и 2 — в высотном варианте северных гипоарктических (типичных) тундр. В Западно-Сибирской (Ямало-Гыданской) подпровинции[3] недостаточно изучен Гыданский п-ов. В Якутском секторе (три подпровинции Восточносибирской провин-

[2] На участках суши, удаленных от биогеографических границ и/или отделенных физико-географическими барьерами (моря или проливы для обитателей суши), вымирание части видов сначала не сопровождается адекватной заменой, так что освобождающиеся экониши («лицензии») заполняются из резервов местной флоры (диверсификация иа уровне экотипов).

[3] Принята система флористического деления Арктики на провинции и подпровинции по: Yurtsev, 1994.

ТАБЛИЦА 1

Критерии отбора и паспорт-анкета базовой локальной флоры для сети пунктов мониторинга биологического разнообразия на уровне локальных флор (ЛФ)

Критерии отбора ЛФ	Паспорт-анкета базовой ЛФ
А. Мотивировка: представительность для выдела районирования, подзоны; уникальность (редкие экотопы, редкие сообщества, находки редких реликтовых видов, точечный эндемизм); экотонное (пограничное) положение у стыка зон или подзон или выделов районирования. Б. Полнота выявления видового состава: контрольные цифры видового богатства по данным о локальных флорах того же выдела; продолжительность и сроки обследования (не менее 2 недель маршрутов). В. Наличие аннотаций флористического списка: по обычности-редкости каждого вида или его ландшафтной активности и ее компонентам (широта экологической амплитуды, встречаемость распределения/спорадичность); по распределению по экотопам или сообществам; точные указания о месте сбора особо редких видов. Г. Дополнительная информация: обследование состава, кроме сосудистых, также мохообразных и лишайников; наличие характеристики растительности (число описаний, наличие крупномасштабной карты растительности и т. д.).	1. Стандартное название пункта. 2. Топографическое положение и географическая привязка. 3. Географические координаты. 4. Даты и продолжительность обследования территории. 5. Коллекторы. 6. Размер обследованного участка (по радиусу или по расстоянию между крайними точками по прямой) по карте. 7. Принадлежность к ботанико-географической зоне, подзоне или полосе контакта зон и подзон. 8. Принадлежность к выделу флористического районирования. 9. Характер растительности, рельеф, ландшафт, литологический состав (наличие кислых, основных, силикатных, карбонатных горных пород и т. д.) со ссылкой. 10. Амплитуда абсолютных высот и преобладающие высоты на территории локальной флоры. 11. Степень представленности состава флоры в гербарных сборах, место их хранения. 12. Степень обработки (этикетировка, определение сборов) гербария (полностью, частично обработаны). 13. Число видов и подвидов во флоре. 14. Библиографическая ссылка — наличие и характер публикаций: а) список опубликован полностью; б) интересные находки; в) данные о флоре приводятся в очерке растительности и т. п. 15. Мотивировка включения ЛФ в сеть пунктов мониторинга биоразнообразия. 16. Автор-составитель списка и дата составления списка флоры, с указанием позднейших корректировок и дополнений. 17. Автор-составитель паспорта-анкеты и дата составления паспорта.

ции) в Анабаро-Оленекской подпровинции изучена лишь восточная часть, относящаяся к бассейнам Оленека, Лены и их междуречью. Сравнительно хорошо изучена также Хараулахская подпровинция, малая по площади, но представляющая арктическую оконечность огромного Верхоянского хр. (точнее, системы хребтов) со сравнительно богатой и оригинальной флорой — с наложением краевых частей ареалов сибирских (в том числе среднесибирских) видов и видов собственно-восточносибирских и северо-восточноазиатских, преимущественно горных. Расположенная восточнее обширная, преимущественно равнинная Яно-Колымская подпровинция почти не изучалась методом ЛФ. Поэтому пока сеть пунктов мониторинга имеет значительную

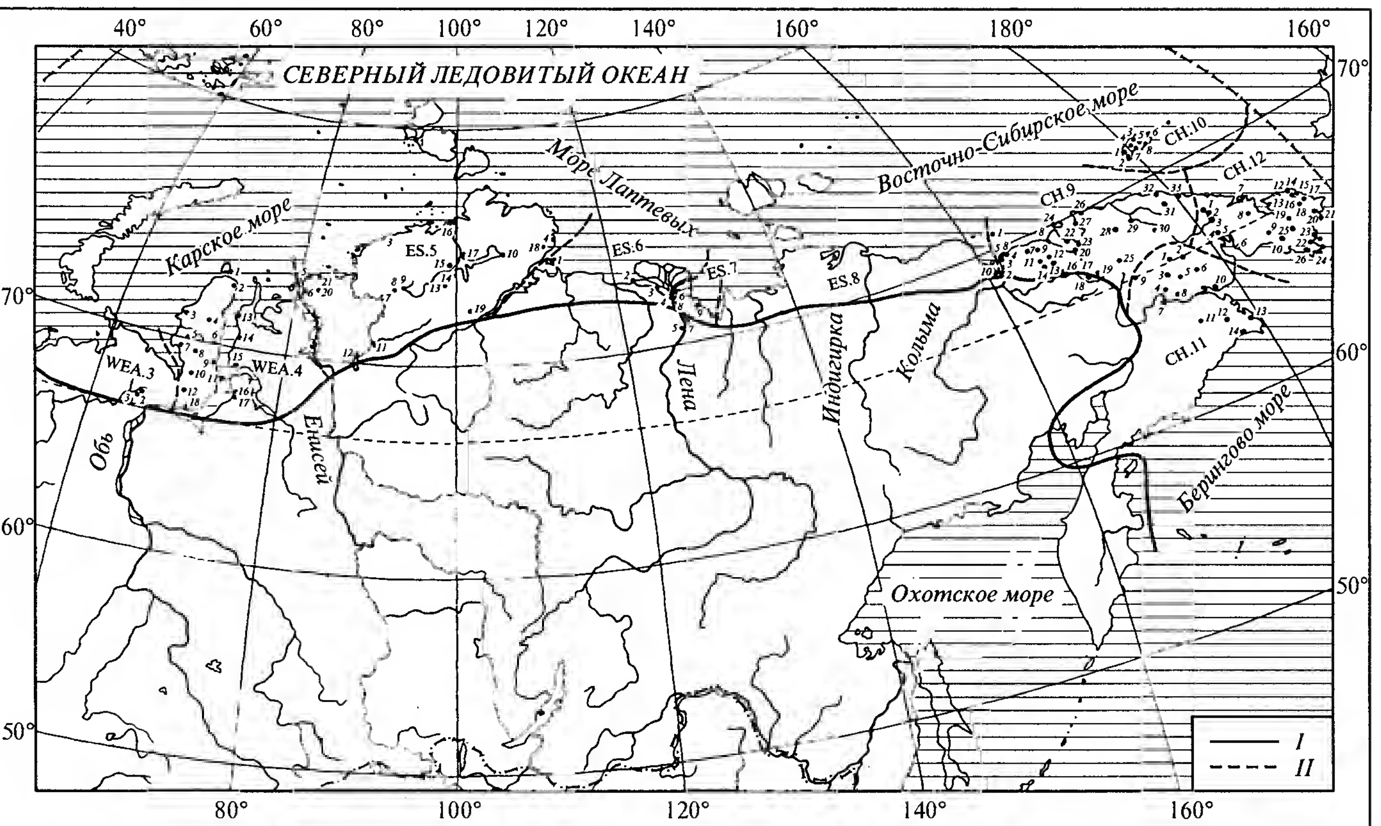


Рис. 1. Расположение локальных флор, включенных в сеть мониторинга биоразнообразия Российской (азиатской) Арктики.

Названия пунктов под номерами, расшифровка индексов секторов и районов Арктики даны в табл. 2. I — южная граница территорий исследований (Арктика, местами с добавлением соседних пограничных районов Субарктики); II — границы районов Арктики.

плотность в Западно-Сибирской, Таймырской, Хараулахской подпровинциях и группе из 4 чукотских подпровинций. Тем не менее эти фитохории достаточно хорошо представляют БР азиатской Арктики с точки зрения их позитивного своеобразия.

В табл. 2 дан перечень базовых ЛФ создаваемой сети мониторинга — по провинциям (секторам) и подпровинциям (районам), для каждого пункта указаны подзона, характер рельефа, наличие или отсутствие карбонатных или основных и ультраосновных силикатных горных пород. На рис. 1 показано расположение этих пунктов мониторинга (под теми же номерами, что в табл. 2: нумерация в каждой подпровин-

ТАБЛИЦА 2

Список базовых ЛФ азиатской Арктики, включенных в сеть пунктов мониторинга биоразнообразия

№ п/п	№ на картосхеме	Название базовой ЛФ	Растительная подзона	Характер рельефа	Горные породы
		WEA.3 Западно-Евразиатская провинция, Урало-Новоземельская подпровинция			
1	*1*	Руч. Развильный	ЮжГА	Горн.	Кб
2	*2*	Пос. Полярный	ЛТ	Горно-равн.	
3	*3*	Р. Верхняя Хойла	(СевГА)ЛТ	Горн. (> 400 м)	Уо
		WEA.4 Западно-Евразиатская провинция, Ямало-Гыданская подпровинция			
4	*1*	О-в Белый	СевА	Равн.	—
5	*2*	Р. Хабейяха	ЮжА	»	—
6	*3*	Пос. Харасавэй	»	»	—
7	*4*	Р. Матюйяха	СевГА	Холм. равн.	—
8	*5*	Оз. Нгаранато	»	» »	—
9	*6*	Оз. Мантыто	»	Равн.	—
10	*7*	Р. Салетаяха	СредГА	Холм. равн.	—
11	*8*	Р. Себасьяха	»	Равн.	—
12	*9*	Р. Юрибейтосё	»	Холм. равн.	—
13	*10*	Р. Хутыяха	ЮжГА	Равн.	—
14	*11*	Р. Хевесё	»	»	—
15	*12*	Р. Хадыта	ЛТ → южГА	»	—
16	*13*	Пос. Хонорасале	ЮжА	Холм. равн.	—
17	*14*	Р. Тадибейяха	СевГА	Равн.	—
18	*15*	Р. Чугорьяха	СредГА	Холм. равн.	—
19	*16*	Р. Лайяха	ЮжГА	» »	—
20	*17*	Пос. Ямбург	»	Равн.	—
21	*18*	Пос. Сюнай-Сале	ЛТ	»	—
		ES.5 Восточносибирская провинция, Таймырская подпровинция			
22	*1*	Мыс Ватутина	ВА	Равн.	Кб
23	*2*	Мыс Челюскин	»	»	Кб
24	*3*	Мыс Стерлегова	СевА	»	Кб
25	*4*	Бухта М. Прончищевой	»	»	—
26	*5*	Пос. Диксон	»	»	—
27	*6*	Р. Рогозинка	СевГА → южА	»	Ос
28	*7*	Пос. Тарея	СевГА	Холм. равн.	—
29	*8*	Оз. Ая-Турку	»	Горн.	—
30	*9*	Р. Шайтан — устье	»	»	—
31	*10*	Р. Бикада	»	Равн.-горн.	—
32	*11*	Пос. Кресты	ЮжГА	Равн.	—
33	*12*	Р. Пясина — истоки	ЛТ	»	—

№ п/п	№ на карто-схеме	Название базовой ЛФ	Растительная подзона	Характер рельефа	Горные породы
34	*13*	Р. Малая Логата — устье	СредГА	Равн.	—
35	*14*	Р. Логата — верховья	»	»	—
36	*15*	Оз. Левинсон-Лессинга	СевГА	Горн.	—
37	*16*	Бухта Книповича	СевА	Равн.	—
38	*17*	Р. Черные Яры — среднее течение	ЮжА	Горн.	—
39	*18*	Оз. Прончищева	»	»	—
40	*19*	Урочище Арымас	СевГА(ЛТ)	Равн.	—
41	*20*	Р. Сырадасай	СевГА	Горн.	—
42	*21*	Р. Убойная — устье	СевА	Равн.	—
		ES.6 Восточиосибирская провинция, Анабаро-Оленекская подпровинция			
43	*1*	О-в Большой Бегичев	ЮжА	Равн.	—
44	*2*	Пос. Станнах-Хочо	»	Горно-равн.	—
45	*3*	Пос. Чай-Тумус	СевГА	» »	—
46	*4*	О-в Тит-Ары	ЛТ	Равн.	—
47	*5*	Р. Аякит	СевТайга	Горн.	—
		ES.7 Восточносибирская провинция, Хараулахская подпровинция			
48	*6*	Полярная станция Сокол	СевГА	Горн.	—
49	*7*	Р. Сиэтачан	СевТайга	»	Кб
50	*8*	Р. Арангастах	ЮжГА	»	Кб
51	*9*	Пос. Тикси	СевГА	Горно-равн.	—
		ES.8 Восточиосибирская провинция, Яно-Колымская подпровинция			
52	*10*	Пос. Походск	ЮжГА	Равн.	—
		CII.9 Чукотская провинция, Континентальио-Чукотская подпровиицня			
53	*1*	О-в Четырехстолбовой	СевА	Горно-равн.	—
54	*2*	Пос. Черский	СевТайга	» »	—
55	*3*	Пос. Петушки	ЛТ	Равн.-горн.	—
56	*4*	Мыс Крутая Дресва	СредГА→южГА	Равн.	—
57	*5*	Р. Сухарная — устье	СевГА→средГА	Холм. равн.	—
58	*6*	Полярная станция Амбарчик	» »	Равн.-горн.	—
59	*7*	Р. Лельвергыргын — верховья	СредГА	Горно-равн.	—
60	*8*	Р. Раучуа — устье	СевГА	Равн.	—
61	*9*	Р. Кытеп-Гуйтеньрывеем	СредГА	Горно-равн.	Кб
62	*11*	Р. Люпвеем — среднее течение	ЮжГА→ЛТ	Горн.	Кб
63	*12*	Руч. Проходной	СредГА	Горн. (> 300 м)	Кб
64	*13*	Руч. Ягодный	СредГА→южГА	Горно-равн.	—
65	*14*	Р. Кикуквеем — верховья	» »	Горн. (> 300 м)	—
66	*16*	Пос. Билибино	СевТайга	Горн.	—
67	*17*	Р. Малый Кепервеем — верховья	СредГА→южГА	Горн. (> 300 м)	—
68	*18*	Оз. Верхний Илирней	» »	Горн. (> 400 м)	Ос
69	*19*	Оз. Тытыль	» »	» »	—
70	*20*	Пос. Бараниха	ЮжГА	Горно-равн.	—
71	*22*	Гора Наглёйнын	СредГА	» »	—
72	*23*	Р. Пинейвеем	»	Равн.	Ос
73	*24*	О-в Айон	СевГА	Холм. равн.	—
74	*25*	Оз. Эльгыгытгын	СевГА→средГА	Плато (> 500 м)	Ос
75	*26*	Полярная станция Валькаркай	ЮжА	Горно-равн.	—

№ п/п	№ на карто-схеме	Название базовой ЛФ	Растительная подзона	Характер рельефа	Горные породы
76	*27*	Город Певек	СредГА	Горно-равн.	—
77	*28*	Р. Паляваам — среднее течение	ЮжГА о-в	Равн.-горн.	Ос
78	*29*	Оз. Рымыркен	СредГА	» »	—
79	*30*	Р. Паляваам — верхнее течение	»	Горн. (> 500 м)	Ос
80	*31*	Р. Алярмагтын	»	Горн.	—
81	*32*	Пос. Полярный-Пильхынкуль	СевГА	Горно-равн.	Кб
82	*33*	Пос. Мыс Шмидта	ЮжА	Равн.	Ос
		СН.10 Чукотская провинция, Врангелевская подпровинция			
83	*1*	Р. Гусиная — среднее течение	ЮжА, о-в	Горн.	Кб
84	*2*	Р. Неожиданная — среднее течение	СевА	Равн.-горн.	—
85	*3*	Гора Тундровая	ЮжА, о-в	Горно-равн.	—
86	*4*	Р. Мамонтовая — среднее течение	» »	» »	Кб
87	*5*	Р. Неизвестная — верховья	» »	Равн.-горн.	Кб
88	*6*	Бухта Драги	СевА	Горн.	—
89	*7*	Бухта Сомнительная	»	Горно-равн.	Кб
90	*8*	Бухта Роджерс	»	Равн.-горн.	—
		СН.11 Чукотская провинция, Южно-Чукотская подпровинция			
91	*1*	Оз. Баранье	ЮжГА	Равн.-горн.	—
92	*2*	Оз. Безымянное	»	» »	—
93	*3*	Р. Левая Бычья — верховья	»	Горн.	Ос
94	*4*	Р. Северный Пекульнейвеем	Крупн. стланик.	Равн.-горн.	Ос
95	*5*	Р. Телевеем — 1	ЮжГА	Горн.	Ос
96	*6*	Р. Ильмынейвеем	»	»	—
97	*7*	Пос. Утесики	Крупн. стланик.	Горно-равн.	Уо
98	*8*	Р. Южный Пекульнейвеем	» »	Равн.-горн.	Ос
99	*9*	Пос. Мухоморное	» »	Горно-равн.	—
100	*10*	Пос. Шахтерский	ЮжГА	» »	Уо
101	*11*	Пос. Тамватней	Крупн. стланик.	Равн.-горн.	Уо
102	*12*	Хр. Кэнкэрэн	» »	» »	—
103	*13*	Пос. Беринговский	ЮжГА	Горно-равн.	—
104	*14*	Пос. Мейныпыльгино	СредГА	Равн.	—
		СН.12 Чукотская провинция, Берингийско-Чукотская подпровинция			
105	*1*	Р. Амгуэма — мост, 175 км трассы	ЮжГА	Горно-равн.	—
106	*2*	Пос. Геологический	»	» »	—
107	*3*	Р. Амгуэма — 120 км трассы	СредГА	» »	—
108	*4*	Хр. Искатень — перевал	ЮжА	Горн. (> 500 м)	Ос
109	*5*	Пос. Эгвекинот	СредГА	Горн.	—
110	*6*	Пос. Конергино	СредГА→севГА	Равн.	—
111	*7*	Мыс Онмын	СевГА	Горно-равн.	—
112	*8*	Р. Нижний Кымынейвеем	СредГА	» »	—
113	*9*	Р. Ватамкайвеем	»	Равн.-горн.	Ос
114	*10*	Р. Нунямовеем	»	Горн.	Гк
115	*11*	Оз. Аччен	СевГА	Горно-равн.	Ос, Кб
116	*12*	Р. Нэттэвеем	ЮжГА	» »	—
117	*13*	Р. Юнивеем — устье	СредГА	» »	—
118	*14*	Р. Пучевеем	ЮжГА о-в	Равн.-горн.	Кб
119	*15*	Р. Чегитунь — устье	»	Горн.	Кб

№ п/п	№ на карто-схеме	Название базовой ЛФ	Растительная подзона	Характер рельефа	Горные породы
120	*16*	Р. Путукунейвеем	ЮжГА о-в	Горн.	Кб
121	*17*	Р. Вэтгываам	»	»	Кб
122	*18*	Р. Гэчмымкен	»	»	Кб
123	*19*	Оз. Иони	СредГА	Горно-равн.	Ос
124	*20*	Мыс Краузе	ЮжГА о-в	Горн.	Кб
125	*21*	Пос. Лаврентия	СевГА	Равн.-горн.	Кб
126	*22*	Бухта Пенкигней	ЮжГА о-в	Горн.	Кб
127	*23*	Пос. Янракыннот	СредГА	Равн.-горн.	Кб
128	*24*	Пос. Провидения	СевГА	Горн.	Ос
129	*25*	Р. Ионивеем — верховья	СредГА	Равн.-горн.	—
130	*26*	Р. Синэвеем	»	» »	—

Примечание. Растительные подзоны: тундры — ВА — высокоарктические (соответствуют полярным пустыням); севА — северные арктические; южА — южные арктические; севГА — северные гипоарктические; средГА — средние гипоарктические; средГА → южГА — переход от средних гипоарктических тундр к южным; южГА — южные гипоарктические тундры. Крупный стланик. — подзона крупных стлаников (*Pinus pumila*, *Betula middendorffii*, *Alnus fruticosa*); ЛТ — северная лесотундра (сочетание островков редколесий и фоновой тундры в одном ландшафте); севТайга — полоса предтундровых редколесий подзоны северной тайги таежной зоны, с горно-тундровым поясом. О-в — островное положение (анклав) растительности более южной подзоны. Характер рельефа: равн. — равнинный рельеф; холм.равн. — холмистая равнина; горн. — горный рельеф (минимальная высота над ур. м. приводится, если она больше 300 м и растительность соответствует более северной подзоне); горно-равн. — сочетание горного и равнинного рельефа с преобладанием последнего; равн.-горн. — сочетание равнинного и горного рельефа с преобладанием последнего. Горные породы: Кб — карбонатные (преобладают или присутствуют); Ос — основные силикатные (вулканиты); Уо — ультраосновные; Гк — осадки термоминеральных источников.

ции проведена автономно, за исключением Анабаро-Оленекской, Хараулахской и Яно-Колымской подпровинций, где изучено очень мало ЛФ, и данные по этим районам в статье не рассматриваются).

Примеры отбора локальных флор для сети пунктов мониторинга БР азиатской Арктики

Принципы отбора ЛФ для включения в сеть мониторинга мы проиллюстрируем на примере 2 подпровинций: Ямало-Гыданской (западно-сибирская Арктика) и Континентально-Чукотской (Чукотская Арктика).

В Ямало-Гыданской подпровинции (WEA.4; табл. 2) изучено более 40 ЛФ — 28 на Ямале, 4 на Тазовском п-ове и 10 на Гыданском п-ове, — из них для целей мониторинга было отобрано 18. Критерием отбора послужили различия в подзональном положении, ландшафтные особенности (преобладание суглинистых либо, наоборот, песчаных субстратов), наличие редких видов и сообществ. Цифрами в скобках после названия ЛФ указан ее номер на картосхеме (рис. 1), буквами в скобках — сокращенные обозначения подзон, в которых ЛФ расположена (в соответствии с табл. 2).

На п-ове Ямал, вытянутом с юга на север более чем на 700 км, для мониторинга отобрано 13 ЛФ, наиболее полно выявленных и характерных для различных подзон. ЛФ «о-в Белый» (№ 1) соответствует флоре северной полосы арктических (севА) тундр, а ЛФ «р. Хабейяха» (№ 2) и «пос. Харасавэй» (№ 3) — флоре южной полосы арктических (южА) тундр (соответственно в песчаном и суглинистом вариантах ландшафтов). На северной границе подзоны северных гипоарктических (севГА) тундр расположена ЛФ «р. Матюйяха» (№ 4), характерная для всхолмленных песчаных ландшафтов с набором редких видов (*Erigeron silenifolius* (Turcz.) Botsch.) и многих

видов на северной границе ареала. Собственно в северной гипоарктической (севГА) тундре выбраны 2 ЛФ — «оз. Мантыто» (№ 6) и «оз. Нгаранато» (№ 5), также представляющие собой песчаный и суглинистый варианты ландшафтов. Отличительной чертой последнего является развитие криогенных оползней скольжения, омолаживающих ландшафт и создающих условия для развития крупных ивняков, аномальных для подзоны. Из числа флор подзоны средних гипоарктических (средГА) тундр выбраны ЛФ «р. Салетаяха» (№ 7), «р. Себасьяха» (№ 8) и «р. Юрибейтосё» (№ 9). Первая из 3 названных ЛФ представляет собой флору самой древней и наиболее высокой части Ямала (максимальная высота 90 м над ур. м.), где хорошо выражены все типы субстрата и все геоморфологические уровни, и, кроме того, обнаружены реликты криоаридного интервала плейстоцена (*Carex supina* Willd. ex Wahlenb. subsp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.). ЛФ «р. Себасьяха» — флора молодого равнинного песчаного ландшафта с практически полным отсутствием суглинистых грунтов, тогда как ЛФ «р. Юрибейтосё» совершенно лишена песков; в ней найдены редкие для Ямала виды *Luzula tundricola* Gorodk. ex V. Vassil., *Gastrolychnis apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov, *Saxifraga cespitosa* L. и др. — реликты салехардского периода плейстоцена. ЛФ «р. Хутыяха» (№ 10) и «р. Хевесё» (№ 11) — 2 хорошо изученные флоры подзоны южных гипоарктических (южГА) тундр, типичные: первая — для довольно молодых песчаных низменных ландшафтов, вторая — для более древних (начало позднего плейстоцена) всхолмленных суглинистых равнин. ЛФ «р. Хадыта» (№ 12) представляет собой экотонную флору между северной лесотундрой и южной гипоарктической тундрой (ЛТ → южГА) с явными следами воздействия коренного населения (оленеводство) на флору и растительность. ЛФ «пос. Сюнайсале» (№ 18) — единственная полно изученная флора в подзоне северной лесотундры (ЛТ).

Гыданский п-ов является в значительной мере флористическим «белым пятном». Для мониторинга выбраны 3 ЛФ вдоль восточного берега Обской губы, хорошо отражающие подзональные особенности: «пос. Хонорасале» (№ 13) — южной полосы арктических (южА) тундр, «р. Тадибейяха» (№ 14) — северных гипоарктических (севГА), «р. Чугорьяха» (№ 15) — средних гипоарктических (средГА) тундр.

На Тазовском п-ове для мониторинга выбраны 2 ЛФ — «р. Лайяха» (№ 16) и «пос. Ямбург» (№ 17), расположенные на южной окраине южных гипоарктических (южГА) тундр, первая — практически ненарушенная, вторая — антропогенно измененная.

На территории **Континентально-Чукотской подпровинции** (СН.9) отбор ЛФ проведен в соответствии с разработанными ранее критериями (Юрцев, 1997). Эта территория принадлежит в основном Западно-Чукотскому округу этой подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области (Юрцев, 1973; Юрцев и др., 1997а, б) и включает в себя Анюйское нагорье (тундровую часть), северную часть Анадырского нагорья, Чаунскую низменность и северо-западную часть Чукотского нагорья. На этих пространствах изучено всего около 80 ЛФ и при отборе прежде всего ставилась цель равномерной представленности (равномерного охвата) в сети пунктов мониторинга всего разнообразия экологических условий и пространственного разнообразия этой обширной территории. Наиболее подробно флористически изучено Анюйское нагорье (более 50 ЛФ, из которых отобрано 19), значительно меньше Чаунская низменность (изучено 10 ЛФ, отобрано 4) и северо-западная часть Чукотского нагорья (изучено 12 ЛФ, отобрано 8). В наиболее труднодоступной северной части Анадырского нагорья изучена лишь одна ЛФ, которая и включена в сеть мониторинга («оз. Эльгыгытгын», № 25).

Разнообразие экологических условий на территории Континентально-Чукотской подпровинции в обобщенном виде характеризуется 3 основными показателями: принадлежностью к растительной подзоне или полосе (всего 8 на данной территории), характером рельефа (5 вариантов), присутствием либо отсутствием ряда особо значимых для растительного покрова горных пород (карбонатных, ультраосновных, основных силикатных).

В самой северной для этого района подзоне северных арктических (севА) тундр расположена единственная ЛФ «о-в Четырехстолбовой» (№ 1), находящаяся на границе с Яно-Колымской подпровинцией Восточносибирской провинции.

В подзоне южных арктических (южА) тундр находятся ЛФ «полярная станция Валькаркай» (№ 26) и «пос. Мыс Шмидта» (№ 33). На территории первой из них преобладает горно-равнинный рельеф с выходами кислых осадочных пород, тогда как для второй характерен равнинный с выходами основных магматических пород (габбро). Вторая ЛФ расположена в пределах Центрально-Чукотского округа той же подпровинции, который отличается от Западно-Чукотского присутствием многих восточных гумидных элементов (берингийско-чукотских, амфиберингийских и т. д.) и отсутствием целого ряда западных континентальных элементов.

В узкой полосе подзоны северных гипоарктических (севГА) тундр, в основном на побережье Восточно-Сибирского и Чукотского морей, расположены ЛФ «устье р. Раучуа» (№ 8) на суглинистой всхолмленной равнине, «о-в Айон» (№ 24) на песчаной холмисто-увалистой равнине, «пос. Полярный-Пильхынкуль» (№ 32) с низкогорно-равнинным рельефом и присутствием карбонатных горных пород. Последняя ЛФ принадлежит уже Центрально-Чукотскому округу данной подпровинции.

В переходной полосе от северных к средним гипоарктическим тундрам (севГА → средГА) расположены ЛФ «устье р. Сухарной» (№ 5) с холмисто-равнинным рельефом и ЛФ «полярная станция Амбарчик» (№ 6) с равнинно-горным рельефом. В пределы последней ЛФ входит территория низовий р. Медвежки, по долине которой к побережью выдвинулись многие гипоарктические и бореальные (и даже степные) виды.

Подзона средних гипоарктических (средГА) тундр, трактуемая ранее как южный вариант северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973), или подзона типичных тундр в другой терминологической системе, преобладает на территории рассматриваемой подпровинции и бóльшая часть отобранных флор расположена именно в ней. В сеть мониторинга включены следующие ЛФ: «верховья р. Лельвергыргын» (№ 7) с горно-равнинным рельефом (низкогорья); «р. Кытеп-Гуйтеньрывеем» (№ 9) с горно-равнинным рельефом и присутствием карбонатных пород, а также наличием уникальной каньонообразной долины реки, послужившей рефигиумом для многих редких видов; «руч. Проходной» (№ 12) с горным рельефом (среднегорья) и присутствием карбонатных пород; «гора Наглёйнын» (№ 22) с горно-равнинным рельефом и преобладанием кислых горных пород (осадочных и интрузивных) на западном побережье Чаунской губы; «р. Пинейвеем» (№ 23) с равнинным рельефом и обилием остепненных южных склонов по правому борту речной долины (основные и кислые эффузивы), на которых встречены многие степные виды, редкие для Чукотки; «город Певек» (№ 27) с горно-равнинным рельефом и кислыми горными породами на восточном побережье Чаунской губы; «оз. Рымыркен» (№ 29) с равнинно-горным рельефом; «верхнее течение р. Паляваам» (№ 30) с горным рельефом (среднегорья) и доминированием основных силикатных горных пород; «р. Алярмагтын» (№ 31) с горным рельефом, сложенным кислыми осадочными породами.

В переходной полосе от средних к южным гипоарктическим (средГА → южГА) тундрам расположены ЛФ: «мыс Крутая Дресва» (№ 4) с равнинным рельефом и протяженным остепненным южным обрывистым склоном правого борта долины р. Колымы, на котором сохранились многие редкие для тундровой зоны растения; «руч. Ягодный» (№ 13) с горно-равнинным рельефом, в долине которого встречена самая обильная популяция эндемика Анюйского нагорья *Potentilla anjuica* Petrovsky; «верховья р. Кикуквеем» (№ 14) с горным рельефом (среднегорья), вблизи от северной границы лиственничных редколесий; «верховья р. Малый Кепервеем» (№ 17) с горным рельефом (среднегорья), расположенная в полосе контакта области мезозойской складчатости (охватывающей бóльшую часть территории подпровинции) с Чукотско-Охотским вулканогенным поясом, в пределах которого находится остальная территория Чукотки; «оз. Верхний Илирней» (№ 18) с горным рельефом (среднегорья) и выходами основных силикатных пород, расположенная уже в пределах

Чукотско-Охотского вулканогенного пояса; «оз. Тытыль» (№ 19) с горным рельефом (среднегорья), также находящаяся в пределах упомянутого вулканогенного пояса. 2 последние флоры расположены недалеко от верхней и северной границы леса, совпадающих на этой территории. В ЛФ «оз. Тытыль» отмечен редкий для Анюйского нагорья тип растительности — кустарниковые тундры из *Alnus fruticosa* Rupr., образующие густые низкорослые (стланиковые) заросли в виде пятен или полос на горных склонах.

В подзоне южных гипоарктических (южГА) тундр расположена ЛФ «пос. Бараниха» (№ 20) в среднем течении р. Раучуа, с горно-равнинным рельефом и выходами кислых осадочных пород, с зарослями ольховника на горных склонах, и ЛФ «среднее течение р. Паляваам» (№ 28) с равнинно-горным рельефом и выходами основных, кислых и средних вулканитов. На территории последней ЛФ, расположенной уже в пределах Чукотско-Охотского вулканогенного пояса, обнаружена крупная колония реликтовой степной растительности, разнообразные кустарниковые сообщества, проходят границы ареалов многих «западных» и «восточных» видов, включая в себя западночукотский эндемик *Hedinia czukotica* (Botsch. et Petrovsky) Jurtz., Korobkov et Balandin и преимущественно американский вид *Erigeron compositus* Pursh. Возможно, район этой флоры представляет собой анклав («остров») южных гипоарктических тундр в контуре средних.

В переходной полосе от южных гипоарктических тундр к лесотундре (южГА → ЛТ) расположена ЛФ «среднее течение р. Люнвеем» (№ 11) с горным рельефом (низкогорья) и выходами карбонатных пород. Лиственница встречается только на крутых бортах долины реки и маркирует северную границу ареала этого вида в данном районе.

В подзоне лесотундры (ЛТ), представляющей собой сочетание островков редколесий и тундры в одном ландшафте, расположена ЛФ «пос. Петушки» (№ 3) с равнинно-горным рельефом. В полосе предтундровых редколесий северотаежной подзоны таежной зоны (сев. тайга) расположены ЛФ «пос. Черский» (№ 2) с горно-равнинным рельефом и «пос. Билибино» (№ 16) с горным рельефом (низкогорья), с преобладанием лиственничных редколесий на горных склонах и тополево-чозениевых рощ в пойме р. Большой Кепервеем. На южных склонах выражена полоса кедрового стланика. Ширина пояса редколесий составляет 100—200 м. Территория испытывает значительную антропогенную нагрузку: крупный населенный пункт (более 10 тыс. жителей до 1992 г.), атомная электростанция, горнодобывающие прииски.

Кроме того, 5 ЛФ на правобережье р. Колымы — «пос. Черский» (№ 2), «пос. Петушки» (№ 3), «мыс Крутая Дресва» (№ 4), «устье р. Сухарной» (№ 5), «полярная станция Амбарчик» (№ 6) и «о-в Четырехстолбовой» (№ 1) — составляют естественный флористический профиль (широтный ряд) с уникальным по степени выраженности градиентом климатических показателей (1° на 20 км) и с полным набором растительных подзон от северной тайги до арктических тундр (Королева, Петровский, 2000), что послужило дополнительным аргументом для включения всех этих ЛФ в сеть мониторинга.

Некоторые пространственные тренды БР по данным анализа локальных флор сети мониторинга

Использование сути пунктов мониторинга биоразнообразия имеет временны́е и пространственно-временны́е (констатационные и прогностические, в том числе прикладные), а также и пространственный аспекты. Последний заключается в выявлении пространственных трендов БР по различным его параметрам и привязке их к пространственно-климатическим трендам, что в свою очередь создает базу для выявления и прогноза глобальных и региональных изменений климата.

Попытаемся проиллюстрировать этот (пространственный) аспект выявления трендов БР по некоторым его параметрам, для которых эмпирически была установлена

(и a priori высоко вероятна) связь с теплообеспеченностью вегетационного периода. Это следующие параметры: 1) соотношение в локальных флорах 3 термоклиматических (широтных и широтно-высотных) фракций; 2) доля циркумполярных видов в видовом разнообразии ЛФ (известно ее увеличение с юга на север в Арктике); 3) отношение числа видов сложноцветных и злаков — 2 самых крупных семейств северных флор, из которых сложноцветные в норме выпадают в самой северной подзоне — высокоарктических тундр (полярных пустынь); 4) доля в локальной флоре видов деревянистых (древесных в широком смысле) растений.

Соотношение 3 широтных (термоклиматических, зональных) географических фракций

Наиболее чувствительным к зональным изменениям климата (в первую очередь, теплообеспеченности лета) оказался показатель соотношения 3 широтных фракций флоры: криофитов (арктические, метаарктические, арктоальпийские виды), гемикриофитов (гипоарктические, гипоарктомонтанные) и некриофитов (бореальные, арктобореальные, бореально-монтанные, полизональные и др.). Однако здесь резко проявляются особенности отдельных секторов (рис. 2—4).

Криофитная фракция. Доля криофитов резко возрастает в арктической группе подзон с юга на север, до 91—97 % в подзоне высокоарктических тундр (на фоне снижения абсолютного числа криофильных видов). В гипоарктической группе подзон она плавно уменьшается с севера на юг: в Ямало-Гыданской подпровинции от 1/2 до 1/4 (в северной лесотундре), тогда как в Таймырской и Берингийско-Чукотской (Чукотский п-ов) подпровинциях доля криофитов всегда заметно выше 3/5; в Континентально-Чукотской и Южно-Чукотской (в горных флорах, большей частью с развитой поясностью) она близка к 1/2. Рассмотрим эти закономерности подробнее.

Криофитная фракция в арктической группе подзон включает в себя свыше 2/3 общего числа видов — свыше 9/10 в подзоне высокоарктических тундр. На отрезке зонального профиля от северных гипоарктических тундр через южные и северные арктические к высокоарктическим нарастание доли криофитов от подзоны к подзоне происходит особенно интенсивно. Любопытно, что в том же направлении в арктической группе подзон абсолютное число криофитов резко сокращается. В ЛФ о-ва Врангеля, где южные арктические тундры представлены своеобразными анклавами, включенными в фон северных арктических тундр (Юрцев, 1987), это проявляется слабее; доля криофитов в северных арктических ЛФ острова составляет 75—81 %, в южных арктических — 71—75 %. В другие районах (и секторах) доля криофитов в ЛФ южных арктических тундр варьирует в пределах 65—69 % (Ямало-Гыданская подпровинция), 65—68 % (Континентально-Чукотская). В ЛФ северных арктических тундр она составляет 79 % (ЛФ о-ва Белый к северу от п-ова Ямал), 80—90 % (Таймырская подпровинция) либо 74 % (ЛФ «о-в Четырехстолбовой» на границе Восточно-Сибирской и Чукотской провинций).

В подзоне северных гипоарктических тундр (в узком понимании) доля криофитов в ЛФ составляет (46)50 %(55) в Ямало-Гыданской (равнинной) подпровинции и 55—56 % в равнинных ЛФ северного побережья Западной Чукотки (65 % — в равнинно-горной ЛФ «пос. Полярный» на Центральной Чукотке), но (62)66% (72) в Таймырской подпровинции и (62)64 %(67) — в Берингийско-Чукотской (равнинно-горной).

Разница в доле криофитов между ЛФ подзон северных и средних гипоарктических тундр повсюду незначительная. Дальнейший переход к южным гипоарктическим тундрам резок в Ямало-Гыданской подпровинции ((44)46 %(48) → (28)34 %(41)), хорошо выражен в Таймырской (64 → 47 %) и Континентально-Чукотской (53 → 45 %; средние значения), но совершается очень плавно в Южно-Чукотской (50 → (47)50 %(53)) и Берингийско-Чукотской ((60)61 %(63) → (53)59 %(66)), где южные гипоарктические тундры представлены анклавами («островками») на фоне средних гипоарктических.

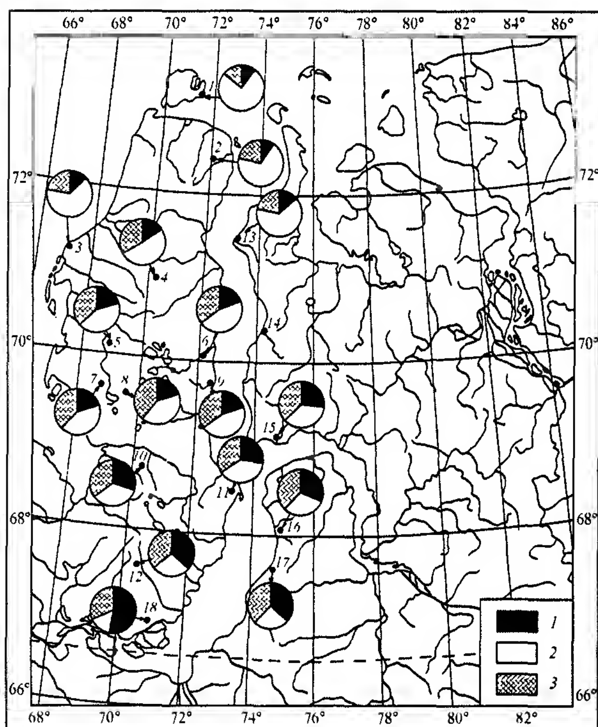


Рис. 2. Соотношение широтных фракций флоры в локальных флорах Западно-Сибирской Арктики (Западносибирский р-н: WEA.4).

1 — некриофиты (бореальная в широком смысле), включают в себя бореальные в узком смысле, бореально-монтанные, аркто-бореальные, аркто-бореально-монтанные, полизональные виды; *2* — криофиты (арктическая в широком смысле), включают в себя арктические, метаарктические, арктоальпийские виды; *3* — гемикриофиты (гипоарктическая в широком смысле), включают в себя гипоарктические в узком смысле, гипоаркто-монтанные виды.

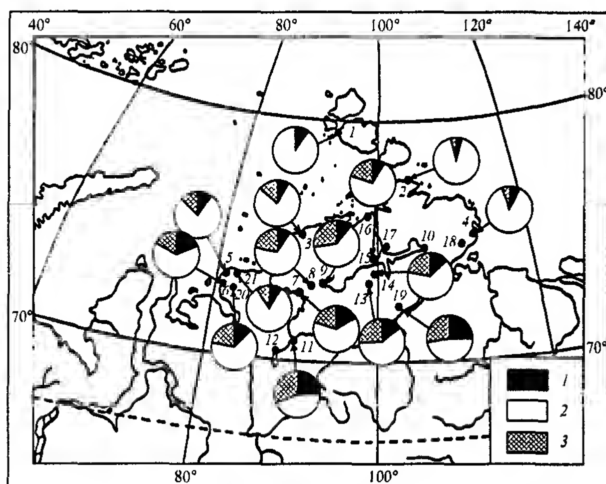


Рис. 3. Соотношение широтных фракций флоры в локальных флорах Таймыро-Североземельской Арктики (Таймырский р-н: ES.5).

Обозначения те же, что и на рис. 2.

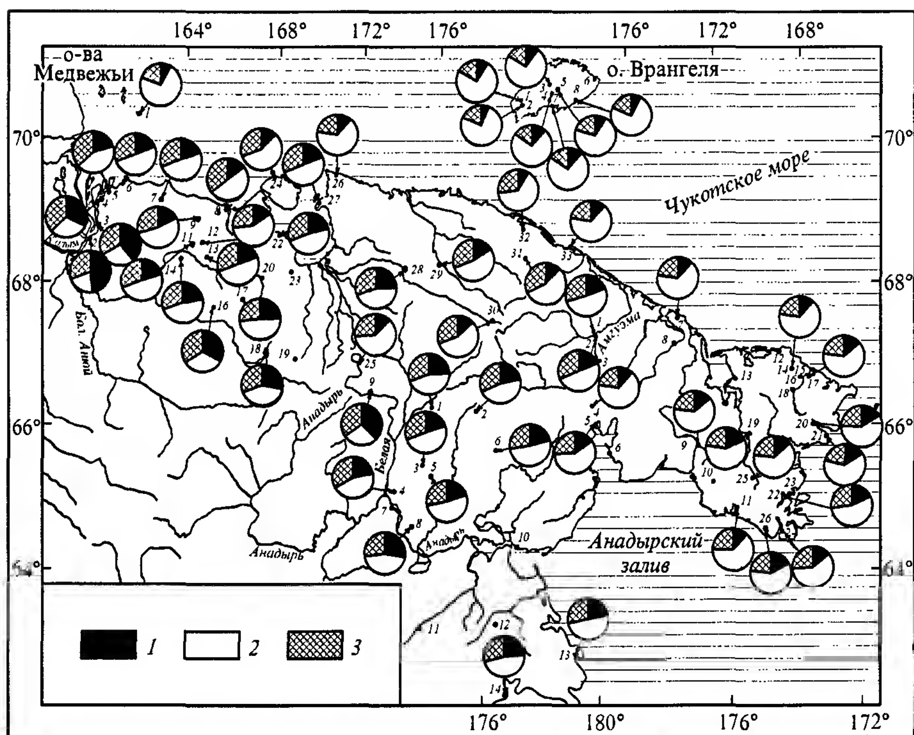


Рис. 4. Соотношение широтных фракций флоры в локальных флорах Чукотской Арктики (Континентально-Чукотский р-н: СН.9; Врангелевский р-н: СН.10; Южно-Чукотский р-н: СН.11; Берингийско-Чукотский р-н: СН.12).

Границы районов показаны на рис. 1. Обозначения те же, что и на рис. 2.

Дальнейший переход к лесотундре (или северной тайге) сказывается на доле криофитов более или менее резко только на равнине юго-восточного Ямала (18 %) или в северотаежных редколесьях (ЛФ «пос. Черский» — 23 %), но он слабее выражен или не проявляется в ЛФ с наличием хорошо развитого горнотундрового пояса (ЛФ «пос. Билибино» — 35 %) или там, где редколесья представлены анклавами (ЛФ «Ары-Мас» — 49 %).

Нерезок контраст в доле криофитов между южными тундрами и подзоной крупных стлаников Южной Чукотки (южные тундры (47)50 %(53) → крупные стланики (31)42 %(49)). При этом там, где выше «базового» пояса крупных стлаников хорошо выражен пояс горных тундр (что сочетается с господством основных и ультраосновных силикатных горных пород), различия доли криофитов с горными ЛФ подзоны южных тундр невелики: в ЛФ «р. Северный Пекульнейвеем» — 49 %, ЛФ «р. Южный Пекульнейвеем» — 45 %. При холмистом рельефе доля криофитов в ЛФ подзоны крупных стлаников снижается до 31 % (ЛФ «пос. Мухоморное»).

В целом в гипоарктической группе подзон изменение доли криофитов между соседними подзонами более сглажено, нежели в арктической группе. Налицо значительные межсекторальные различия в доле криофитов в одноименных подзонах (при известной «чересполосице» более высоко- либо низкокриофитных секторов), отражающие различия в макрорельефе, литологии, степени континентальности-океаничности.

Если в арктической группе подзон быстрое нарастание доли криофитов с юга на север сочетается со столь же быстрым уменьшением абсолютного числа видов криофитной фракции (см. выше), то в гипоарктической группе подзон распределение абсолютного числа криофитов в локальных флорах по подзонам существенно неоди-

наково в разных провинциях и подпровинциях. Так, в Ямало-Гыданской подпровинции максимальное число видов криофитов ((79)90(112)) отмечается в подзоне южных арктических тундр и далее к югу плавно снижается ((70)75(80) → (63)68(72) → (51)66(78)). На Таймыре максимум отмечается в северных и средних гипоарктических тундрах, в Континентально-Чукотской подпровинции — в южных арктических и средних гипоарктических тундрах, в Южно-Чукотской и Берингийско-Чукотской подпровинциях — в подзоне южных гипоарктических тундр (на гористых территориях). Максимальное абсолютное число криофильных видов отмечено в ЛФ о-ва Врангеля (250 видов — «бухта Сомнительная», 237 видов «верховья р. Неизвестной»), Южной Чукотки (203 вида — «р. Левая Бычья»), Чукотского п-ова (224 вида — «пос. Лаврентия»: северные гипоарктические тундры; 216 видов — «пос. Эгвекинот», 200 видов — «оз. Иони»: средние гипоарктические тундры; 239 видов — «мыс Краузе», 228 видов — «р. Пучевеем»: анклавы южных гипоарктических тундр на фоне средних гипоарктических). Отметим, что случаи максимального богатства ЛФ южных гипоарктических тундр криофильными видами объясняются не их зональным положением, а разнообразием экотопов в равнинно-горной или горной местности, сочетанием карбонатных, основных силикатных и кислых горных пород, вертикальной дифференциацией растительности и, конечно, непрерывным развитием флоры в богатой событиями позднекайнозойской истории Берингии (Юрцев, 1974). Об этом, в частности, говорит и наличие эндемичных криофильных видов в разных частях Чукотской тундры (особенно на о-ве Врангеля; Юрцев, 1987; Петровский, 1988а, б; Юрцев, Петровский, 1994).

Гемикриофитная фракция. Распределение гипоарктических и гипоарктомонтанных видов по секторам и подзонам азиатской Арктики подчиняется совсем другим закономерностям. Они практически «выпадают» в подзоне высокоарктических тундр, составляют от 1/10 до 1/5 в северных арктических тундрах (от 1/20 до 1/10 на Таймыре) и свыше 1/5 — в южных арктических (несколько менее 1/5 на Таймыре и в анклавах южных гипоарктических тундр о-ва Врангеля). В гипоарктической группе подзон доля гемикриофитов удивительно постоянна: в Ямало-Гыданской подпровинции она незначительно выше 1/3 общего видового разнообразия флоры (в разных подзонах), в Континентально-Чукотской и Южно-Чукотской — несколько ниже 1/3, тогда как в Таймырской подпровинции в северных и средних гипоарктических тундрах она ниже 1/4 ((20)22 %(27)), в южных гипоарктических — немного выше (28—29 %). В Берингийско-Чукотской подпровинции во всех 3 подзонах гипоарктических тундр доля гемикриофитов в ЛФ в среднем составляет 1/4 от общего видового разнообразия. Таким образом, по доле как гемикриофитов, так и криофитов композиция ЛФ Берингийской Чукотки сходна с таковой ЛФ Таймыра (повышение доли криофитов за счет понижения доли гемикриофитов).

Отмечается однонаправленное усиление фракции гемикриофитов с севера на юг по абсолютному числу видов — резкое в арктической группе подзон, более плавное — в гипоарктической. Максимальное число видов отмечается в подзоне южных гипоарктических тундр (с дальнейшим усилением в северной лесотундре или в подзоне крупных стлаников): в Ямало-Гыданской подпровинции (начиная с подзоны северных гипоарктических тундр на юг) — (48)51(54) → (46)53(58) → (64)70(78) → (северная лесотундра — 70); в Таймырской — (38)47(60) → (48)52(57) → 69 (74); в Континентально-Чукотской — (55)67(77) → (70)83(106) → (81)94 (127) → (97)100(104); в Берингийско-Чукотской — (43)65(74) → (56)77 (95) → (70) 90(108). Обращает на себя внимание гораздо более высокий уровень видового разнообразия гемикриофитов в одноименных подзонах на Чукотке (Берингийская Арктика) по сравнению с Ямало-Гыданской и Таймырской подпровинциями.

Максимальная доля гемикриофитов (37 %) зарегистрирована в ЛФ «пос. Ямбург» на Тазовском п-ове (южные гипоарктические тундры); здесь доля криофитов составляет 28 %, доля бореальной фракции — 35 %.

Некриофитная (бореальная) фракция занимает во всех тундровых ЛФ 3-е место, постепенно усиливаясь с севера на юг; 1-е место в композиции ЛФ она

занимает в ЛФ «пос. Сюнайсале» на южном Ямале (50 %) и в лесотундровых ЛФ Континентальной Чукотки ((21)34 %(46)). Так, в ЛФ «пос. Черский» доля бореальной фракции — 46 %. Максимальную роль (собственно в Арктике) она играет в южных гипоарктических равнинных тундрах Ямало-Гыданской подпровинции, минимальную — в Берингийско-Чукотской подпровинции (как правило, в горных ландшафтах с разнообразной литологией: (10)14 %(18) в ЛФ с анклавами южных тундр). В подзоне крупных стлаников она получает незначительный перевес в ЛФ «пос. Мухоморное» (где нет пояса горных тундр).

В тундровых и многих горных лесотундровых ЛФ азиатской Арктики по числу видов почти повсеместно преобладает фракция криофитов. Некриофитная фракция выдвигается на 1-е место по видовому разнообразию лишь в отдельных лесотундровых ЛФ (на равнинах или в равнинно-низкогорных ландшафтах). Среди южнотундровых и некоторых лесотундровых флор выявляется интересная группа ЛФ, где все 3 фракции составляют приблизительно равную долю в общем видовом разнообразии. Сюда относятся следующие южнотундровые ЛФ (в скобках приводятся доли криофитов — гемикриофитов — некриофитов): в Ямало-Гыданской подпровинции — «р. Хутыяха» (37—35—28 %), «р. Хадыта» (29—36—35 %), «р. Лайяха» (33—36—31 %), «пос. Ямбург» (28—37—35 %); в Континентально-Чукотской — «мыс Крутая Дресва» (34—36—31 %). Из лесотундровых ЛФ сюда отнесем «пос. Петушки» (32—32—36 %) и «пос. Билибино» (северная тайга и горные тундры: 35—33—32 %), из ЛФ подзоны крупных стлаников — «пос. Мухоморное» (31—34—35 %).

Гипоарктические виды почти нигде не доминируют в ЛФ по видовому разнообразию, составляя примерно треть в гипоарктической группе ЛФ Ямало-Гыданской, Континентально-Чукотской и Южно-Чукотской подпровинций.

Следует подчеркнуть, что при сравнении равнинных ЛФ (Ямало-Гыданская подпровинция, отчасти — Таймырская) с таковыми горных и равнинно-горных территорий с развитой высотной поясностью зональные особенности последних отчасти затушеваны наличием вышележащего пояса, отличающегося от нижнего («базового»). Поэтому для дальнейших исследований актуальна задача раздельного описания флоры разных поясов в поясно-дифференцированных ЛФ, без чего зональная классификация последних затруднена.

Доля циркумполярных видов в локальных флорах

Циркумполярные виды — «профилирующий» (т. е. определяющий максимальное единство флоры Арктической области) долготный элемент арктической флоры, объединяющий виды, которые практически полностью реализовали возможности расселения в поясе арктического климата; поэтому д о л я ц и р к у м п о л я р н ы х в и д о в, как правило, служит зональной (подзональной) характеристикой ЛФ, в норме возрастая к северу и достигая максимума в подзоне высокоарктических тундр (=зоне полярных пустынь).

Эта a priori установленная закономерность в массиве данных, полученных нами для 6 подпровинций 3 провинций Арктической флористической области, наиболее четко проявляется в Ямало-Гыданской (Западно-Сибирской равнинной) подпровинции (рис. 5—7). При этом убывание доли циркумполярных видов с севера на юг сочетается со столь же явным возрастанием их абсолютного числа (за одним исключением — в подзоне средних гипоарктических тундр). Далее приводится этот ряд изменения доли циркумполярных видов в процентах с юга на север в последовательности подзон — от северной лесотундры через южные, средние и северные гипоарктические, затем южные арктические до северных арктических тундр (в скобках приводится среднее абсолютное число циркумполярных видов в ЛФ): 50 (110) → 51 (100) → 56 (84) → 58 (88) → 60 (82) → 71 % (53). Обращает на себя внимание плавный ход изменения доли циркумполярных видов в гипоарктической группе подзон (до подзоны южных арктических тундр).

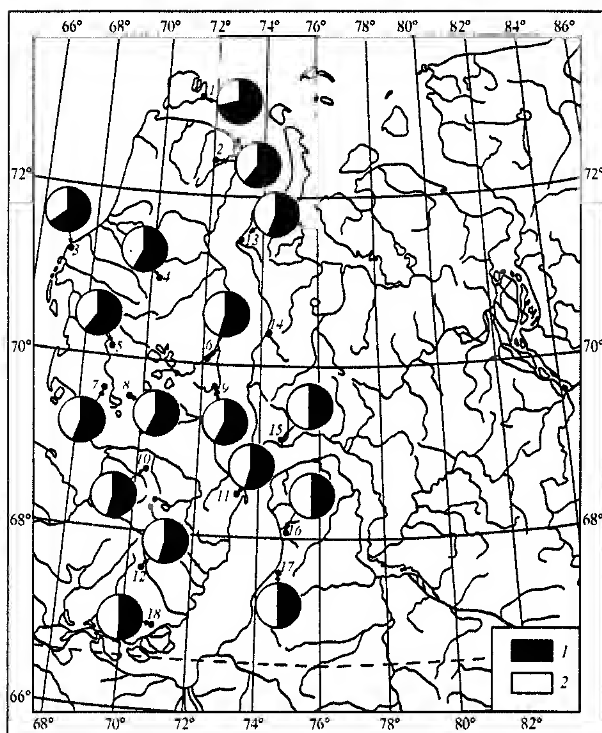


Рис. 5. Доля циркумполярных видов (%) в локальных флорах Западно-Сибирской Арктики.
1 — циркумполярные виды; *2* — виды других долготных географических групп.

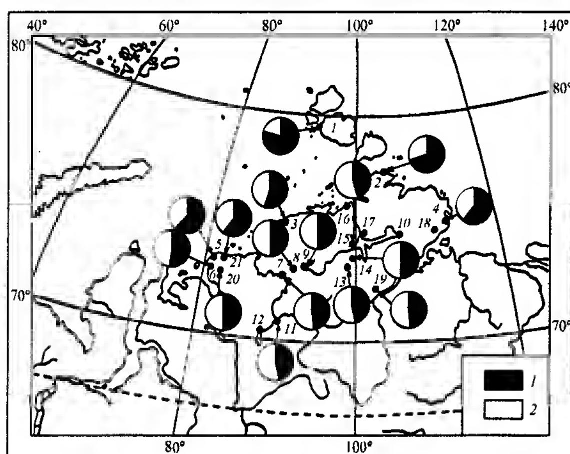


Рис. 6. Доля циркумполярных видов (%) в локальных флорах Таймыро-Североземельской Арктики.
Обозначения те же, что и на рис. 5.

В Таймырской подпровинции Восточносибирской провинции (включая Северную Землю) ЛФ гипоарктической группы подзон почти не отличаются по доле циркумполярных видов. При этом значение самого показателя в каждой подзоне на (4) 10 % (11) ниже, а абсолютное число циркумполярных видов в ЛФ, напротив, на 9—22 выше, нежели в аналогичной подзоне Ямало-Гыданской подпровинции. В группе арктических подзон с юга на север доля циркумполярных

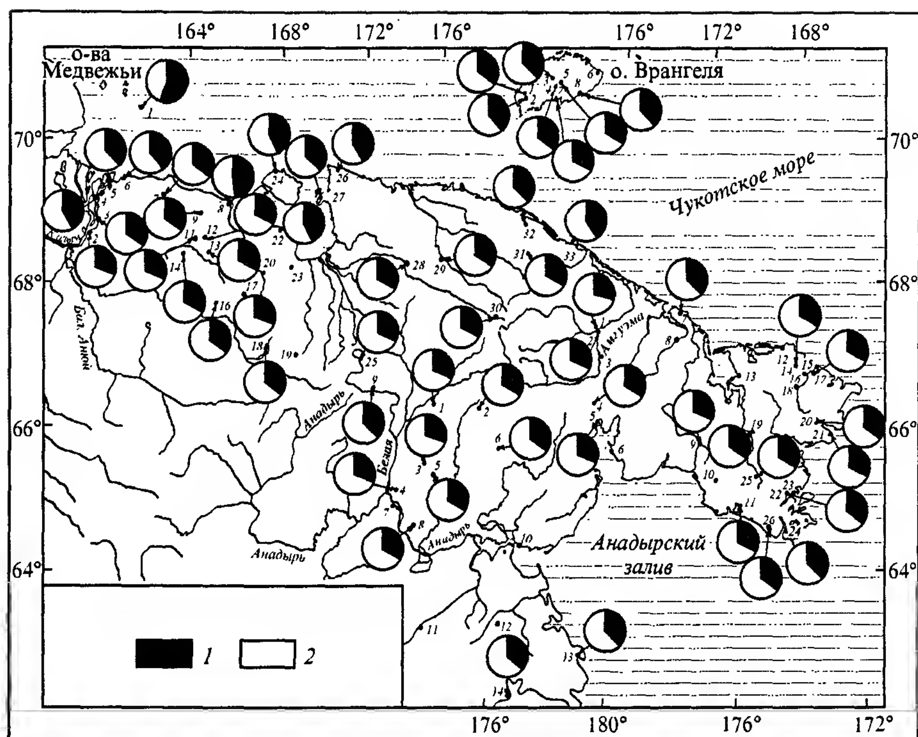


Рис. 7. Доля циркумполярных видов (%) в локальных флорах Чукотской Арктики (районы названы, как на рис. 4).

Обозначения те же, что и на рис. 5.

видов резко повышается, достигая максимума в подзоне высокоарктических тундр (52 → (54)58(61) → 78 % в ЛФ «мыс Ватутина», 69 % в ЛФ «мыс Челюскина»; среднее 73 %). В том же ряду резко уменьшается абсолютное среднее число циркумполярных видов: 107 → 68 → 39 (36 видов — ЛФ «мыс Ватутина», 41 вид — ЛФ «мыс Челюскина»). Это говорит о том, что возрастание доли рассматриваемых видов с юга на север отражает более быстрое выпадение представителей других долготных элементов флоры, что приводит к изменению долготно-географической структуры последней.

Если доля циркумполярных видов в ЛФ гипоарктической группы подзон Ямало-Гыданской подпровинции варьирует в пределах 50—60 %, а в Таймырской — между 40 и 50 % (точнее, в пределах 45—49 %), то во всех 4 подпровинциях Чукотской провинции она (доля) изменяется от 30 до 40 %, а в абсолютном большинстве локальных флор — между 32 и 36 % (т. е. около 1/3 видового разнообразия). Исключения составляют такие ЛФ, как «о-в Четырехстолбовой» (северные арктические тундры на рубеже Чукотской и Восточносибирской провинций; 56 %), «устье р. Раучуа» и «о-в Айон» (северные гипоарктические тундры равнинного побережья Западной Чукотки; 43—45 %), а также флоры подзоны южных арктических тундр Центральной Чукотки (38—41 %). В северных арктических тундрах о-ва Врангеля доля циркумполярных видов составляет (33)37 %(39), а в анклавах южных арктических тундр — (33)34 %(36), изменяясь практически в той же амплитуде, что и в остальных подзонах Чукотской тундры и лесотундры. Минимальная средняя доля циркумполярных видов (32 %) отмечена в ЛФ подзоны южных гипоарктических тундр и подзоны крупных стлаников. При этом абсолютное число циркумполярных видов в ЛФ Чукотского сектора в среднем несколько выше такового в Таймырской и (особенно) Ямало-Гыданской подпровинциях.

Таким образом, ЛФ из 3 секторов (провинций) в общем существенно различаются по доле циркумполярных видов, что хорошо заметно на картосхемах (рис. 5—7). Зональный тренд изменения доли циркумполярных видов арктических ЛФ сочетается с (а иногда и маскируется: Чукотский сектор) ярко выраженным долготно-секториальным трендом, т. е. со своеобразием секторов по выраженности данного зонально-чувствительного признака, а именно: в Берингийском секторе Арктики роль широко распространенных (повсеместных в Арктике, циркумполярных) видов во флорогенезе менее значительна по сравнению с относительно стенохорными видами. Это говорит о более слабой роли видов арктических убиквистов во флорогенезе в Берингийском секторе и значительно большей — на низкой равнине Западно-Сибирской Арктики, испытавшей все превратности четвертичных оледенений и морских трансгрессий.

Соотношение семейств сложноцветных и злаков по числу видов

Семейства *Asteraceae* (*Compositae*) и *Poaceae* (*Gramineae*) выбраны нами для анализа соотношений ведущих филумов арктической флоры, как крупнейшие по числу видов и родов семейства Арктики (и земного шара). Из этих 2 семейств злаки более толерантны к минимуму летнего тепла, играют значительную роль и в интразональной, и в плакорной растительности разных подзон тундровой зоны, тогда как сложноцветные тяготеют к интразональным экотонам и минеральным почвам. Знаменательно их устойчивое положение в Берингийском секторе, включая северные арктические тундры. Сопоставление картосхем (рис. 8—10) выявляет некоторые закономерности в изменении отношения (индекса) А/Р по числу видов в ЛФ по подзонам и секторам.

1. Очевидно резкое снижение индекса А/Р в самых северных подзонах: в подзоне высокоарктических тундр до 0 (выпадение семейства сложноцветных) в ЛФ «мыс Ватутина», что типично для островных высокоарктических флор; в единственной материковой высокоарктической ЛФ «мыс Челюскин» А/Р = 0.2. Снижение индекса А/Р в ЛФ подзоны северных арктических тундр Ямало-Гыданской, Таймырской и восточной окраины Яно-Колымской подпровинций (граница с Континентально-Чукотской) по сравнению с более южными подзонами также значительно (однако очень низкое значение индекса А/Р в ЛФ «о-в Белый» (0.05), очевидно, зависит и от молодости и низкого фациального разнообразия суши (Ребристая, 1995)). На о-ве Врангеля индекс А/Р в той же подзоне ((0.51) 0.62 (0.70)) заметно выше такового в Ямало-Гыданской, Таймырской подпровинциях и на рубеже Яно-Колымской и Континентально-Чукотской подпровинций (0.36), находясь примерно на том же уровне, что и в гипоарктических подзонах Ямало-Гыданской и Таймырской подпровинций, но будучи заметно ниже, чем в гипоарктических подзонах Чукотской провинции. В анклавах южных арктических тундр о-ва Врангеля он несколько повышается (0.66) 0.71 (0.76)), значительно превышая таковой в ЛФ южных арктических тундр Ямало-Гыданской подпровинции ((0.27) 0.37 (0.50)), но несколько уступая соответствующим показателям для северного побережья Центральной Чукотки ((0.71) 0.79 (0.88)).

2. В гипоарктической группе подзон индекс А/Р более или менее стабилизируется. Лишь в Ямало-Гыданской подпровинции значения его в подзонах северных ((0.50) 0.55 (0.60)) и средних ((0.43) 0.52 (0.62)) гипоарктических тундр несколько ниже таковых в обеих более южных подзонах: (0.50) 0.61 (0.69) в южных гипоарктических тундрах и 0.64 — в северной лесотундре (ЛФ «пос. Сюнайсале»). В гипоарктических подзонах п-ова Таймыр значения А/Р находятся приблизительно на том же уровне, что и в Ямало-Гыданской подпровинции. В Чукотском секторе они заметно выше (за исключением 2 равнинных ЛФ Западной Чукотки — «устье р. Раучуа» и «о-в Айон»: (0.42) 0.50 (0.58)): средние значения варьируют от 0.76 до 0.93, в отдельных ЛФ поднимаются до 1.00 («Амгуэмский мост») и 1.25 («перевал хр. Искатень»). К ним вплотную примыкают 2 горно-равнинные ЛФ южных арктических тундр Континен-

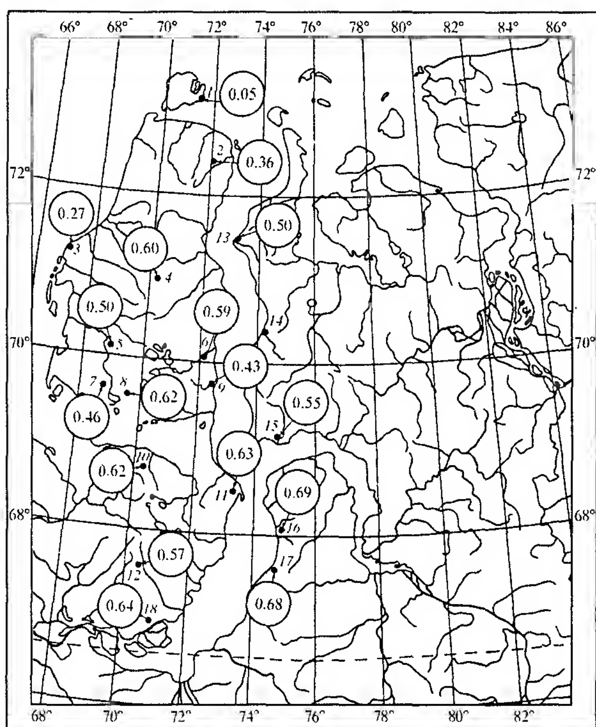


Рис. 8. Отношение числа видов: сложноцветные/злаки в локальных флорах Западно-Сибирской Арктики (в кружках около номера соответствующей локальной флоры).

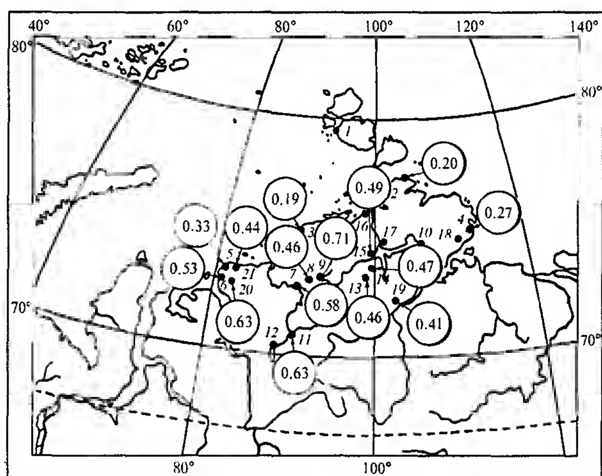


Рис. 9. Отношение числа видов: сложноцветные/злаки в локальных флорах Таймыро-Североземельской Арктики (в кружках около номера соответствующей локальной флоры).

тально-Чукотской подпровинции — «Валькаркай» и «мыс Шмидта» ((0.71) 0.79 (0.88)); близки к ним и ЛФ о-ва Врангеля.

Таким образом, индекс А/Р в ЛФ Чукотского (Берингийского) сектора значительно выше, нежели в западном секторе арктической Азии, в целом достаточно стабилен и практически очень слабо зависит от теплообеспеченности лета (учтем, что подзона

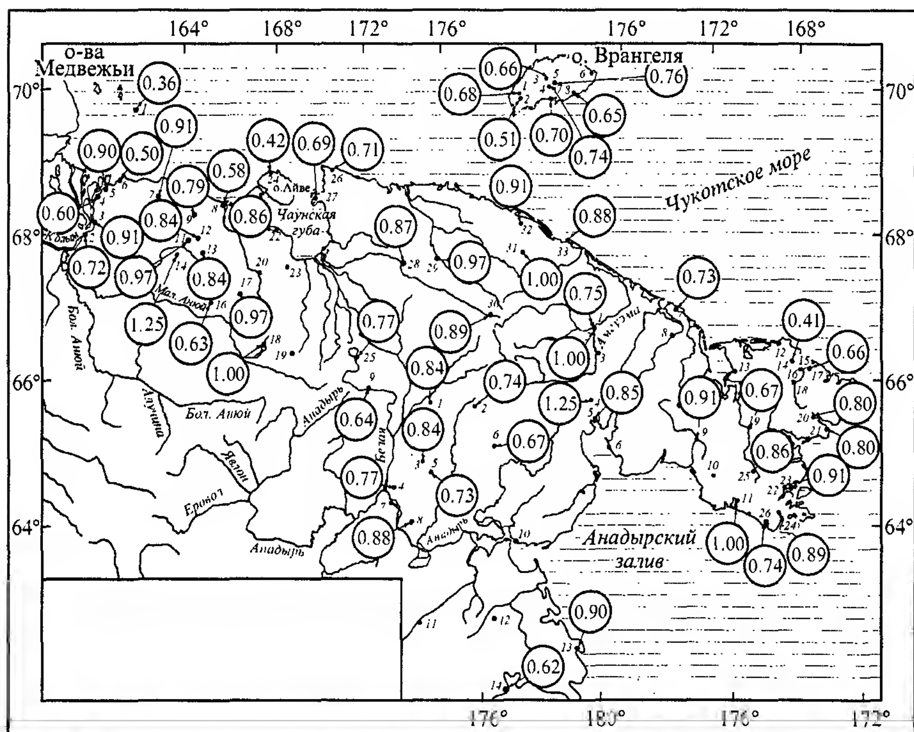


Рис. 10. Отношение числа видов: сложноцветные/злаки в локальных флорах Чукотской Арктики (в кружках около номера соответствующей локальной флоры, районы названы, как на рис. 4).

высокоарктических тундр в Берингийском секторе не представлена). В более западных секторах стабилизация (неполная) отмечается в гипоарктической группе подзон, причем на более низком уровне, чем в Берингийском секторе. Причины этого, очевидно, заключаются в различиях истории флоры обоих секторов: в Берингии она была непрерывной и включала обмен со многими удаленными территориями Евразии и Северной Америки. Отметим наличие эндемизма в семействе сложноцветных на о-ве Врангеля, особо значительного в роде *Taraxacum* Wigg.

Доля деревянистых видов

Под деревянистыми («woody») растениями здесь понимается весь спектр жизненных форм от простратных и подушковидных кустарничков до крупных кустарников и деревьев; полукустарники, полукустарнички (полудревесные растения) и «полутравы» (растения типа *Rubus chamaemorus* L., *R. arcticus* L. и *Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.) не включены в данную категорию. Анализ распределения деревянистых растений по подзонам показал весьма слабую дифференциацию ЛФ в группе гипоарктических подзон, с высоким перекрытием доли деревянистых видов между соседними подзонами, хотя общая тенденция снижения доли подобных видов при переходе от гипоарктической группы подзон к арктической прослеживается.

В арктической группе подзон доля деревянистых видов варьирует от 2 % (ЛФ «мыс Ватутина» на о-ве Октябрьской Революции) до 11—13 % в южных арктических тундрах разных секторов. Во флорах Ямало-Гыданской подпровинции она изменяется от 9 % (ЛФ «о-в Белый», «р. Хабейяха») до 10—11 % (ЛФ «Харасавэй», «Хонорасале»), в Таймырской — от 2 % (ЛФ «мыс Ватутина») до 9 % (ЛФ «пос. Диксон»); ЛФ «мыс Стерлегова», «устье р. Убойной» — 3 %, «бухта Марии

Прончищевой» — 4 %, «мыс Челюскин» (высокоарктические тундры) и «Рогозинка» (переход от южных арктических к северным гипоарктическим тундрам) — 7 %. В Континентально-Чукотской подпровинции данная доля меняется от 7 % (ЛФ «о-в Четырехстолбовой» — граница с Яно-Колымской подпровинцией, северные арктические тундры) до 11—13 % (соответственно ЛФ «мыс Шмидта» и «полярная станция Валькаркай» — южные арктические тундры), на о-ве Врангеля — от 5 % (ЛФ «среднее течение р. Неожиданной») до 7 % (ЛФ «бухта Сомнительная» — северные арктические тундры, «гора Тундровая» — анклав южных арктических тундр, в остальных 4 ЛФ — по 6 %).

В гипоарктической группе подзон тундровой зоны и в соседних районах таежной зоны (гипоарктическая тайга) доля деревянистых видов изменяется: в Ямало-Гыданской подпровинции — от 13 % (ЛФ «Юрибейтосё», средние гипоарктические тундры) до 19 % (ЛФ «р. Хадыта», южные гипоарктические тундры; ЛФ «пос. Сюнайсале», северная лесотундра), чаще всего составляя 14—16 %; на Таймыре — от 8 и даже 7 % (ЛФ «оз. Левинсон-Лессинга») до 13 % (ЛФ «Ары-Мас» — урочище с островом лиственничных редколесий; ЛФ «пос. Кресты», где *Larix dahurica* Wats. присутствует как вид). В Континентально-Чукотской подпровинции на долю деревянистых растений приходится от 10—11 % в подзоне северных гипоарктических тундр (ЛФ «устье р. Раучуа», «пос. Полярный-Пильхынкуль», «о-в Айон»), а также в ЛФ «пос. Певек», «полярная станция Амбарчик», «руч. Проходной» (средние гипоарктические тундры) до 17 % (ЛФ верховий рек Малый Кепервеем, Паляваам), чаще всего 13—15 %. На севере таежной зоны данная доля составляет 15 % в ЛФ «пос. Черский» и «Билибино» (предтундровые редколесья), 14 % в ЛФ «пос. Петушки» (лесотундра). На Южной Чукотке она изменяется от 12 % (ЛФ «пос. Беринговский») до 17 % (ЛФ «оз. Безымянное» — южные гипоарктические тундры), чаще всего составляя 13—15 %, в подзоне крупных стлаников — 14—17 %. В пределах Берингийской Чукотки — от 12 % (ЛФ «пос. Лаврентия», северные гипоарктические тундры; ЛФ «мыс Краузе» — анклав южных гипоарктических тундр) до 16 % (ЛФ «мыс Онмын», северные гипоарктические тундры), чаще всего 13—15 % (13 % и в ЛФ «бухта Пенкигней» — анклаве южных гипоарктических тундр).

Примечателен тот факт, что доля деревянистых видов на северной окраине таежной зоны (гипоарктическая тайга) не превышает таковую в южных гипоарктических тундрах.

По-видимому, более чувствительным к теплообеспеченности лета окажется соотношение разных категорий деревянистых жизненных форм в локальных флорах, так как деревянистые жизненные формы — весьма пластичная группа, освоившая широкий спектр термоклиматических (в том числе и микроклиматических) условий. Проверку этой гипотезы мы планируем на следующем этапе работы.

Заключение

Мониторинг БР растительного мира на уровне ландшафта, конкретной или элементарной флоры должен стать одним из основных (опорных) уровней мониторинга в связи с ожидаемыми глобальными изменениями климата, так как он позволяет прослеживать изменения всех основных экологических, эколого-ценотических, биологических и иных групп растений в их сопряженности, улавливать изменения состояния и позиций в растительном покрове всех видов, а не только произвольно выбранных модельных объектов. При этом предполагается создание представительной сети пунктов мониторинга в соответствии с определенными принципами и критериями (Юрцев, 1991, 1998, и др.).

Опыт создания такой сети рассмотрен на примере азиатской Арктики на основе достаточно представительной сети ЛФ, изученных сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН РАН и их коллегами с 1955 по 2000 г. Из

нескольких сотен ЛФ отобраны 130 основных и 30 дополнительных; списки и паспорта ЛФ внесены в базу данных, созданную на основе одной из версий интегральной ботанической информационной системы IBIS (Зверев, 1995, 1997, 1998а, б). Принципы отбора базовых ЛФ для включения в сеть пунктов мониторинга кратко проиллюстрированы на примере 2 подсекторов (подпровинций) Арктики — Ямало-Гыданского и Континентально-Чукотского.

Функции сети: 1) выявление трендов распределения БР растительного мира на уровне ландшафта (с охватом всего разнообразия местоположений, экотопов и биотопов); 2) анализ факторов, обусловливающих это распределение как современных (прежде всего климатических), так и исторических; 3) прогноз изменений трендов БР растительного мира конкретных регионов для разных сценариев изменений климата; 4) выявление и анализ долгосрочных изменений в системе «климат — растительный покров»; 5) получение долгосрочных (в масштабах геохронологической шкалы) рядов прямых наблюдений за такими процессами как эволюция (филогенез), флорогенез, филоценогенез, эндогенные сукцессии и т. д.; 6) своевременное выявление перехода определенных видов и их географических популяций в группу «видов риска», реликтов — с выводами о необходимых мерах по предотвращению их вымирания.

В настоящее время объектами мониторинга являются только сосудистые растения, что объясняется не только лучшей изученностью флор последних, но и большей долей среди них видов со сравнительно узкими ареалами (включая эндемиков). Это говорит о том, что видо- и расообразование играет бóльшую роль во флорогенезе сосудистых.

В этом сообщении мы не рассматриваем сопряженный мониторинг на уровне ЛФ и парциальных флор и ценофлор (Юрцев, 1994), что специально разрабатывается в Ямало-Гыданской и ряде других подпровинций (Хитун, 1998).

При выявлении широтных (зональных) и долготных (секторальных) трендов БР растительного мира Азиатской Арктики по отдельным параметрам структуры ЛФ в качестве предмета анализа выбраны 4 параметра, заведомо положительно сопряженные с теплообеспеченностью лета — основным фактором зональности: 1) соотношение в ЛФ 3 широтных (термоклиматических) фракций флоры: криофитов, гемикриофитов и некриофитов; 2) доля в ЛФ циркумполярных видов; 3) соотношение по числу видов в ЛФ 2 ведущих семейств мировой флоры — *Asteraceae* и *Poaceae*; 4) доля в ЛФ видов деревянистых растений. Известно, что в подзоне высокоарктических тундр (=зоне полярных пустынь) как сложноцветные, так и деревянистые растения в норме отсутствуют.

Основной вывод из вышеприведенного анализа: широтный (зональный) тренд по каждому из 4 параметров флоры, чувствительных к изменениям теплообеспеченности лета (в амплитуде средних температур июля от 1.5 до 12 °С), в разных (в том числе соседних) секторах проявляются неодинаково. При этом долготные тренды тех же показателей не однонаправленны (за редким исключением), а, скорее, проявляются «долготными блоками» (в границах соответствующих подпровинций), соответствующими лито-тектоническим мегаструктурам, климатическим провинциям (отражающим ступени континентальности/океаничности); отчасти они отражают особенности природной истории страны.

Ямало-Гыданский (под)сектор выделяется (на фоне снижения видового разнообразия ЛФ) плавным зональным градиентом всех 4 учтенных показателей, повышением (в каждой подзоне) доли циркумполярных видов, максимальной долей гемикриофитной и некриофитной (бореальной) фракций и пониженной долей криофитов (в соответствующих подзонах) (Ребристая, 1998, 2000а, б; Ребристая, Хитун, 1994); индекс A/P сходен с таковым Таймыра, но ниже, чем в более восточных подсекторах. Причинами этого являются: плоский рельеф, отсутствие выходов коренных горных пород, молодость флоры как результат многократных морских трансгрессий и оледенений в плейстоцене, голоценовой экспансии тайги, болот, кустарниковых тундр при доминировании кислых субстратов и отсутствии гор (как убежищ криофитов в теплые фазы).

Таймыро-Североземельский (под)сектор также характеризуется высокой долей циркумполярных видов и существенным повышением доли криофитов за счет снижения доли гемикриофитов и некриофитов, хорошо выраженным зональным градиентом A/P вплоть до схода числа видов *Asteraceae* до нуля во многих ЛФ Северной Земли; резким снижением доли деревянистых видов не только в высокоарктических тундрах, но и в северных арктических. Этому благоприятствует целый ряд факторов: доминирование карбонатных и основных силикатных пород (как коренных, так и переотложенных морем и/или ледниками), выдвинутость территории к северу, разнообразие рельефа, включая горы Бырранга и отдельные горные массивы — потенциальные убежища криофитов в эпохи потепления климата или морских трансгрессий. Холодные морские трансгрессии и (неполное) оледенение с центром в горах сочетались с соседством неоледеневавших низкогорий и равнин западной Мегаберингии (краевой частью которой является Восточный Таймыр), включая пространства осушенного шельфа арктической Якутии. Простирание горной структуры Бырранга с запада на восток затрудняло проникновение бореальных видов на север.

Чукотский сектор в целом (как часть Берингии) выделяется повышенным таксономическим (прежде всего видовым) разнообразием ЛФ (как и региональных флор), снижением доли циркумполярных видов до 1/3 (во всех подзонах, однако подзона высокоарктических тундр здесь не выражена) за счет повышения доли амфиберингийских (на востоке), восточносибирских (на западе) и эндемичных (чукотских и чукотско-охотских) элементов флоры, устойчивым повышением индекса A/P до 3/4 (в отдельных случаях до 1 и более). При этом на первый план выдвигается значение местных факторов разнообразия стаций. Помимо флорогенетических факторов огромное значение имеет высокое разнообразие форм рельефа и литологического состава горных пород, а также разнообразие форм атмосферной циркуляции, градиент континентальности/океаничности климата.

О-в Врангеля выделяется аномально высоким (для подзоны) флористическим богатством (до 325—330 видов в ЛФ), высококриофитным составом флор (включая в себя анклавы южных арктических тундр) с высокой долей собственно арктических видов с составе криофитной фракции (среди них до 30 эндемиков и субэндемиков). Доля деревянистых видов ниже, чем на материковой Чукотке, но несколько выше, чем в ЛФ той же подзоны на Таймыре. Индекс A/P несколько ниже, чем в ЛФ материковой Чукотки. Для подзон северных и южных (анклавы) арктических тундр парадоксально снижение доли циркумполярных видов до 1/3.

Континентально-Чукотская и Южно-Чукотская подпровинции по данной группе параметров ЛФ во многом сходны, в том числе по соотношению широтных (термоклиматических) фракций в ЛФ. Помимо сходства природной истории обеих подпровинций это объясняется наличием горного рельефа с развитой поясностью, а также разнообразием литологии (включая присутствие карбонатных и/или основных силикатных горных пород). Доля гемикриофитов близка к 1/3, отношение же долей криофитов и некриофитов в Континентально-Чукотской подпровинции (в гипоарктической группе подзон) несколько выше, чем в Южно-Чукотской. Ситуация в подзоне южных арктических тундр северного побережья отличается от общей картины в сторону усиления фракции криофитов и доли циркумполярных видов, снижения индекса A/P.

Берингийско-Чукотская подпровинция (подсектор), расположенная в значительной степени южнее полярного круга и включающая анклавы южных гипоарктических тундр, резко отличается от 2 соседних подпровинций повышением доли криофитов до 2/3 за счет снижения доли гемикриофитов до 1/4 при невысокой доле некриофитов (включая в себя растения теплых оазисов термоминеральных источников). Это отчасти можно объяснить «выгодным» положением территории в Центральной Берингии (Юрцев, 1974, 1976) на перекрестке путей миграций в фазы осушения и затопления Берингийского шельфа, а также благоприятными условиями для сохранения реликтов различных (в том числе контрастных) фаз и тем, что Берин-

гийская Чукотка в отличие от Континентальной и Южной, по-видимому, избежала фазы экспансии лесной растительности в голоцене.

Благодарности

Выполнение данной работы было возможно благодаря поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-49779 и 99-04-49585) и отчасти гранта подпрограммы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зверев А. А. Опыт разработки интегрированной ботанической информационной системы // II совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях»: Тез. докл. СПб., 1995. С. 19—20.

Зверев А. А. Компьютерные информационные системы во флористических исследованиях // Состояние и перспективы развития Гербариев Сибири: Тез. докл. Томск, 1997. С. 23—25.

Зверев А. А. Современное состояние развития информационной ботанической системы IBIS // Чтения памяти Ю. А. Львова: Матер. II Межрегион. экол. конф. Томск, 1998а. С. 44—45.

Королева Т. М., Петровский В. В. Флористические изменения в составе сосудистых растений на широтном профиле в низовьях реки Колымы // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 15—38.

Матвеева Н. В. Флора и растительность окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 78—109.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—20.

Петровский В. В. Сосудистые растения острова Врангеля: Конспект флоры. Магадан, 1988а. 49 с.

Петровский В. В. Сосудистые растения острова Врангеля: Аналитический обзор. Магадан, 1988б. 36 с.

Поспелова Е. В. Флора северной части бассейна реки Логата (Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 1. С. 14—24.

Поспелова Е. В. Флора сосудистых растений юго-восточных предгорий Бырранга (район озера Прончищева) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М., 1994б. Т. II. С. 75—96.

Поспелова Е. В. Флора сосудистых растений района озера Левинсон-Лессинга (горы Бырранга, центральный Таймыр) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 58—64.

Ребристая О. В. Флора сосудистых растений о. Белый (Карское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 26—36.

Ребристая О. В. Анализ северных пределов распространения растений Ямала (на уровне ценофлор) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 158—172.

Ребристая О. В. Подзональное деление Западносибирской Арктики // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб., 2000а. С. 92—96.

Ребристая О. В. Особенности распространения сосудистых растений на п-ове Ямал (Западносибирская Арктика) // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000б. С. 84—94.

Ребристая О. Р., Хитун О. В. Широтные географические элементы во флоре Западносибирской Арктики // Вестн. СПбГУ. СПб., 1994. Сер. 3 (биол.). Вып. 4. С. 70—76.

Соколова М. В. Флора и растительность центральной части гор Бырранга (Западный Таймыр) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1499—1505.

Хитун О. В. Сравнительный анализ локальных и парциальных флор в двух подзонах Западносибирской Арктики (п-ова Гыданский и Тазовский) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 173—201.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 234 с.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Юрцев Б. А. Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез // Берингия в кайнозое. Владивосток, 1976. С. 202—212.

Юрцев Б. А. Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1436—1447.

Юрцев Б. А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 305—313.

Юрцев Б. А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7—21.

Юрцев Б. А. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 15—33.

Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 60—70.

Юрцев Б. А. Сравнение двух конкретных флор в рамках локальной флоры бухты Сомнительной (остров Врангеля) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 106—118.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: Сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979а. Т. 84. Вып. 5. С. 11—122; Сообщ. 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979б. Т. 84. Вып. 6. С. 74—83.

Holten J. I. Predicted floristic change and shift of vegetation zones in a coast-island trancest in Central Norway // Effects of climate change on terrestrial ecosystems. NINA Notat. 4. 1990. P. 61—77.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veget. Sci. 1994. Vol. 5. N 6. P. 765—776.

SUMMARY

One of the basic levels of the plant world biodiversity (BD) long-term monitoring is that of local (LF) or elementary flora which roughly corresponds to flora of a landscape. The 6 basic functions of the monitoring network are considered, including the recognition of spatial trends of BD. The information is given about the network of BD monitoring sites at the LF level which is being created by members of the Far North vegetation laboratory of the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg, Russia). The network includes 130 basic and 30 additionary LF which were selected out of ca. 500 ones according to certain principles (table 1). Some characters of monitoring sites are given in table 2. The respective database (DB) which was created on the basis of a special version of the IBIS information system (developed by A. A. Zverev, Tomsk) includes LF lists and the passport data about monitoring sites. The possibilities for recognition and analysis of the BD spatial trends on the ground of the LF network are illustrated using 4 parameters of LF, sensitive to thermoclimatic zonation (figs. 2—10). It was found that the zonal pattern of several parameters is dramatically different in the 6 subprovinces (which belong to 3 provinces of the Arctic floristic region) compared. For instance, the share of circumpolar species (1/3) and the ratio of the leading families *Asteraceae*/*Poaceae* by the number of species are almost constant from the south northwards in 4 subprovinces of the Chukotka Province (Continental Chukotka, South Chukotka, the Wrangel Isl., and Beringian Chukotka). The situation is quite opposite in the two western subprovinces of the Asian Arctic, namely the Yamal-Gydan and the Taimyr ones. The Taimyr and the Beringian Chukotka subprovinces are remarkable by the increased share of cryophytic plants (2/3 even in the hypoarctic subzones) at the expense of the decrease of that of hemicryophytes (1/4).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.3 (265.53)

© М. С. Селина, Т. Ю. Орлова

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ ПЛАНКТОНА ОХОТСКОГО МОРЯ

M. S. SELINA, T. Yu. ORLOVA. AN ADDITION TO THE FLORA OF THE PLANKTONIC MICROALGAE OF THE SEA OF OKHOTSK

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток
E-mail: marsel@mail.primorye.ru
Поступила 26.04.2000
Окончательный вариант получен 03.07.2000

Приведен аннотированный список 46 видов и 1 внутривидового таксона микроводорослей планктона, впервые отмеченных в Охотском море, в том числе 3 новых видов для морей России.
Ключевые слова: фитопланктон, видовой состав, Охотское море.

Сложный гидрологический режим Охотского моря, который определяется взаимодействием вод различного происхождения (собственно охотоморских, тихоокеанских, сточных опресненных амурских и япономорских, поступающих через пролив Лаперуза), заметно влияет на видовой состав микроводорослей. Сведения о планктонной флоре Охотского моря видов-индикаторов гидрологического режима приводятся в ряде публикаций (Marukawa, 1921; Aikawa, 1933, 1936; Кусморская, 1940; Киселев, 1947, 1959а; Ohwada, 1957; Микулич, 1960; Кузьмина, 1962; Sancetta, 1982), наиболее полно — в работах Л. И. Смирновой (1959), И. А. Киселева (1959б), А. И. Кузьминой (1962). В последние годы списки микроводорослей с той или иной степенью полноты были опубликованы лишь в работах М. В. Вентцеля (1997), A. Miyazono и T. Minoda (1990) и в монографии Г. В. Коноваловой (1998). Но и эти данные явно не отражают всего многообразия флоры региона.

Материал и методика

Материалом послужили 199 батометрических и 87 сетных проб, полученных в летне-осенние периоды 1994, 1998 и 1999 гг. в 3 районах у Охотоморского побережья о-ва Сахалин. В Сахалинском заливе в октябре 1994 г. с поверхности воды были отобраны 25 батометрических и 24 сетные пробы. В заливе Анива были отобраны: 1 проба с поверхности воды в июле 1999 г. и 15 проб в сентябре с горизонтов 0, 10 м и в придонных слоях воды на глубине 20—22 м. Наибольшее количество проб (158 батометрических и 63 сетных) было собрано у северо-восточного побережья о-ва Сахалин. Пробы отбирали с поверхностного горизонта на глубине 15 м и у дна (26—54 м) в 1994, 1998 и 1999 гг. Из них 27 проб были взяты в июне (платформа Моликпак), 24 — в сентябре (полигоны Пильтун и Луньский), 170 (в том числе и сетные) — в октябре (полигоны Арктун, Пильтун, Чайво, платформа Моликпак).

Один литр пробы фиксировали раствором Утермеля и концентрировали отстойным методом. Идентификацию микроводорослей проводили под световым микроскопом в течение 2—3 мес после отбора проб. Для детального исследования теки

динофлагеллят панцири отделяли от содержимого клетки с помощью 5 %-го раствора гипохлорита натрия и окрашивали специальным красителем, содержащим иод (Коновалова, 1998). При определении видовой принадлежности некоторых диатомовых использовали трансмиссионный микроскоп. Виды в списке расположены по системе, использованной для микроводорослей Японского моря (Коновалова и др., 1989). В работе приведены названия таксонов с учетом последних сведений по синонимии.

Результаты и обсуждение

В результате исследований у Охотоморского побережья о-ва Сахалин были обнаружены 185 видов и 6 внутривидовых таксонов микроводорослей планктона. Наибольшим числом таксонов были представлены *Bacillariophyta* (100) и *Dinophyta* (72). Остальные 6 отделов были малочисленными: *Chlorophyta* — 6 видов и 1 вариетет, *Chrysophyta*, *Cryptophyta*, *Euglenophyta* — по 3 вида, *Cyanophyta* — 2, *Raphidophyta* — 1 вид. Среди диатомовых наиболее разнообразны были роды *Chaetoceros* (27 видов) и *Thalassiosira* (11), среди динофлагеллят — *Protoperidinium* (15 видов и 1 внутривидовая форма) и *Dinophysis* (8 видов).

Впервые для Охотского моря отмечено 47 таксонов планктонных микроводорослей, из них 23 вида динофитовых, 14 видов диатомовых, 6 видов и 1 внутривидовая вариация зеленых, 2 вида эвгленовых и 1 вид рафидофитовых водорослей (см. таблицу). Только в районе северо-восточного побережья о-ва Сахалин были обнаружены 24, в заливе Анива — 8 и в Сахалинском заливе — 1 вид микроводорослей. Среди новых видов наиболее часто встречались *Chaetoceros pendulus*, *Achradina pulchra*, *Amphidinium sphenoides*, *Gymnodinium agiliforme*, *G. blax*, *G. breve*, *G. sim-*

Новые для Охотского моря виды фитопланктона залива Анива (А), северо-восточного побережья о-ва Сахалин (Б) и Сахалинского залива (В)

Таксоны	А	Б	В	Месяц
Отдел *Bacillariophyta*				
Класс *Centrophyceae*				
Пор. *Thalassiosirales*				
Сем. *Thalassiosiraceae*				
Thalassiosira curviseriata Takano	+	—	—	IX
Пор. *Coscinodiscales*				
Сем. *Coscinodiscaceae*				
Coscinodiscus perforatus Ehr.	—	+	—	VI
Пор. *Biddulphiales*				
Сем. *Hemiaulaceae*				
Hemiaulus membranaceus Cl.	—	+	—	IX
Сем. *Chaetoceraceae*				
Chaetoceros pendulus Karst.	+	+	—	IX
C. pseudocrinitus Ostf.	—	+	—	VI
C. salsugineus Takano	+	—	—	IX
Класс *Pennatophyceae*				
Пор. *Araphales*				
Сем. *Fragilariaceae*				
Fragilaria crotonensis Kitt	—	+	—	X
F. cylindrus (Grun.) Krieg.	—	+	—	VI
Cyclophora tenuis Castr.	—	+	—	X
Сем. *Tabellariaceae*				
Striatella unipunctata (Lyngb.) Ag.	—	+	—	VI

Таксоны	А	Б	В	Месяц
Пор. *Raphales*				
Сем. *Naviculaceae*				
Navicula septentrionalis (Grun.) Gran	—	+	—	VI
Membraneis challengeri Grun. (=*Tropidoneis antarctica* (Grun.) Cl.)	—	+	—	X
Сем. *Nitzschiaceae*				
**Nitzschia americana* Hasle (=*Pseudo-nitzschia americana* Hasle)	—	++	—	VI
**Pseudo-nitzschia* cf. *australis* Frenguelli	—	+	—	X
Отдел *Dinophyta*				
Класс *Dinophyceae*				
Пор. *Prorocentrales*				
Сем. *Prorocentraceae*				
Prorocentrum minimum (Pav.) Schill.	+	+	+	VII, IX, X
P. triestinum Schill.	+	—	+	VII, IX
Пор. *Dinophysales*				
Сем. *Dinophysaceae*				
Dinophysis irregularis (Lebour) Balech	—	—	+	IX, X
Пор. *Actiniscales*				
Сем. *Actiniscaceae*				
Achradina pulchra Lohm.	+	++	—	IX, X
Dicroerisma psilonereiella Taylor et Cattell	—	+	—	X
Пор. *Gymnodiniales*				
Сем. *Gymnodiniaceae*				
Amphidinium acutissimum Schill.	+	—	—	XI
A. crassum Lohm.	—	+	—	X
A. longum Lohm.	+	—	—	IX, X
A. sphenoides Wulff	+	+	+	VI, IX, X
Cochlodinium helicoides Lebour	+	—	—	IX
Gymnodinium agiliforme Schill.	+	++	—	VI, IX, X
G. blax Harris	+	+	—	IX, X
G. breve Davis	+	+	+	IX, X
G. mikimotoi Miyake, Kominami et Oda	—	+	—	VI, X
G. simplex (Lohm.) Kof. et Sw.	—	++	—	VI, VII, IX, X
G. wulffii Schill.	+	+	—	VI, IX, X
Gyrodinium lachryma (Meunier) Kof. et Sw.	+	+	+	IX, X
G. nasutum (Wulff) Schill.	—	+	—	IX, X
Torodinium robustum Kof. et Sw.	+	+	—	VI, IX, X
Пор. *Peridiniales*				
Сем. *Gonyaulacaceae*				
Protoceratium areolatum Kof.	+	—	—	IX
**Alexandrium pseudogonyaulax* (Biecheler) Horiguchi ex Yuki et Fukyo	+	—	—	IX
Сем. *Oxytoxaceae*				
Oxytoxum sceptrum Stein (Schrod.)	—	+	—	IX, X
O. caudatum Schill.	—	+	—	VI
Отдел *Raphidophyta*				
Класс *Raphidophyceae*				
Пор. *Chattonellales*				
Сем. *Chattonellaceae*				
Heterosigma akashiwo (Hada) Hada	+	+	—	IX

Таксоны	А	Б	В	Месяц
Отдел *Euglenophyta*				
Класс *Euglenophyceae*				
Пор. *Eutreptiales*				
Сем. *Eutreptiaceae*				
Eutreptia lanowii Steur	–	+	–	VI
Eutreptiella gymnastica Throndsen	–	+	–	VI
Отдел *Chlorophyta*				
Класс *Prasinophyceae*				
Пор. *Chlorodendrales*				
Сем. *Halosphaeraceae*				
Pterosperma cristatum Schill.	+	–	–	IX
P. cuboides Gaarder	–	+	–	X
P. moebii (Jorg.) Ostenf.	–	+	–	X
P. vanhoeffenii (Jorg.) Ostenf.	–	+	–	X
Класс *Chlorophyceae*				
Пор. *Chlorococcales*				
Сем. *Hydrodictyaceae*				
Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh.	–	+	–	X
Сем. *Scenedesmaceae*				
Scenedesmus quadricauda (Turp.) Breb. var. *quadricauda*	–	+	+	X
S. bijugatus (Turp.) Lagerh.	–	+	–	VI

Примечание. * — виды, новые для морей России, «—» — вид отсутствует, «+» — вид присутствует, «++» — массовое развитие вида. Римские цифры — месяцы присутствия организмов в планктоне.

plex, *G. wulfii*, *Gyrodinium lachryma*, *Oxytoxum sphaeroideum*, *Prorocentrum minimum*, *P. triestinum*, *Torodinium robustum* и *Heterosigma akashiwo*.

Почти все новые для Охотского моря виды микроводорослей неоднократно отмечались в Японском и/или Беринговом морях. Это свидетельствует об их широком распространении в дальневосточном регионе и недостаточной изученности микрофлоры Охотского моря. Найденные нами новые для морей России виды довольно широко распространены в Мировом океане. Так, *Nitzschia americana*, по-видимому, является космополитом (Hasle, Syvertsen, 1996). Нами он обнаружен в массовых количествах на щетинках *Chaetoceros socialis* в октябре у северо-восточного побережья о-ва Сахалин. *Alexandrium pseudogonyaulax* распространен у южных берегов Франции, Португалии, Норвегии, тихоокеанского побережья Японии (Balech, 1995). Нами этот вид был встречен в незначительных количествах в сентябре в заливе Анива. Видовая принадлежность *Pseudo-nitzschia* cf. *australis* требует уточнения, невозможного в наших условиях из-за недостатка материала для электронно-микроскопического изучения. Среди редких видов можно отметить находку в октябре 1998 г. у северо-восточного побережья о-ва Сахалин динофлагелляты *Dicroerisma psilonereiella*. Этот вид был описан у берегов Британской Колумбии (Taylor, Cattell, 1969) и затем обнаружен в Авачинском заливе (Симакова, Коновалова, 1995).

Среди новых для Охотского моря видов бóльшую часть (33 вида) составляли жгутиковые водоросли, для точной идентификации которых требуется исследование живого материала. Именно недостаток таких исследований, по мнению Г. В. Коноваловой (1998), объясняет существующие представления об относительной бедности видового состава динофлагеллят Охотского моря. Это замечание, по-видимому, справедливо и для других отделов жгутиковых водорослей, не имеющих твердого панциря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вентцель М. В. Фитопланктон Охотского моря зимой и в начале весны 1990 г. // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М., 1997. С. 205—209.

Киселев И. А. Фитопланктон дальневосточных морей как показатель некоторых особенностей их гидрологического режима // Тр. ГОИН. 1947. Вып. 1(13). С. 189—212.

Киселев И. А. Состав фитопланктона морских вод Южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследование дальневосточных морей. 1959а. Вып. 6. С. 162—172.

Киселев И. А. Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у Южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследование дальневосточных морей. 1959б. Вып. 6. С. 58—77.

Коновалова Г. В. Динофлагелляты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, 1998. 300 с.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. М., 1989. 160 с.

Кузьмина А. И. Фитопланктон Курильских проливов как показатель различных водных масс // Исследование дальневосточных морей СССР. М.; Л., 1962. Вып. 8. С. 6—90.

Кусморская А. П. Сезонные изменения планктона Охотского моря // Бюл. МОИП. 1940. Т. 49. № 3—4. С. 155—170.

Микулич Л. В. О распределении планктона в северной части Охотского моря летом 1955 г. // Изв. ТИНРО. 1960. Т. 46. С. 41—64.

Симакова Н. К., Коновалова Г. В. Новые и редкие виды из *Dinophyta* Авачинского залива (Камчатка) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 77—78.

Смирнова Л. И. Фитопланктон Охотского моря и Прикурильского района // Тр. ИО АН. 1959. Т. 30. С. 3—51.

Aikawa H. On the planktology of Okhotsk Sea in autumn // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1933. Vol. 2. N 4. P. 175—182.

Aikawa H. On the diatom communities in the water surrounding Japan // Rec. Oceanogr. Works in Japan. 1936. Vol. 8. N 1. P. 1—159.

Balech E. The genus *Alexandrium* Halim (*Dinoflagellata*). Sherkin Island, Ireland. 1995. 151 p.

Hasle G. R., Syvertsen E. S. Marine diatoms // Identifying marine diatoms and dinoflagellates. San Diego, California, 1996. P. 5—385.

Marukawa H. Plankton list and some species of *Copepoda* from the northern Waters of Japan // Bull. Inst. Oceanogr. 1921. N 384. P. 1—5.

Miyazono A., Minoda T. Regional distribution of dinoflagellate population of the coasts of Hokkaido in Japan and Okhotsk seas from spring to autumn, 1983 // J. Oceanogr. Soc. Japan. 1990. Vol. 46. N 3. P. 96—106.

Ohwada M. Diatom communities in the Okhotsk Sea, principally on the west coast of Kamchatka, spring to summer 1955 // J. Oceanogr. Soc. Japan. 1957. Vol. 13. N 1. P. 29—34.

Sancetta C. Distribution of diatom species in surface sediments of the Bering and Okhotsk seas // Micropaleontology. 1982. Vol. 28. N 3. P. 1—6.

Taylor F. J. R., Cattell S. A. *Dicroerisma psilonereiella* gen. et sp. nov., a new dinoflagellate from British Colambia coastal waters // Protistologica. 1969. Vol. 5. N 2. P. 169—172.

SUMMARY

Phytoplankton was studied at the coast of Sakhalin (Sea of Okhotsk) during the summer—autumn period. In all 191 taxa belonging to 8 divisions of algae, are listed, of which 47 species are new records for the Sea of Okhotsk and three species are new records for the seas of Russia. The highest number of taxa is found for diatoms and dinoflagellates (100 and 72, respectively).

© Л. В. Орлова

О ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ В РОДЕ *PINUS* (*PINACEAE*)

L. V. ORLOVA. ON THE DIAGNOSTIC FEATURES OF THE VEGETATIVE ORGANS IN THE GENUS *PINUS* (*PINACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2,
факс (812) 2344512, e-mail: orlova@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила в редакцию 05.08.1999

Рассмотрены признаки вегетативных органов *Pinus* (чешуевидные листья, почки, молодые побеги), которые могут быть использованы в систематике и ключах.

Ключевые слова: морфология, диагностические признаки, вегетативные органы, чешуевидные листья, почки, хвоя, молодые побеги, *Pinus*, *Pinaceae*.

Систематика сосны (*Pinus* L.) долгое время основывалась главным образом на строении макростробилов — шишек. Из вегетативных признаков привлекались высота особей, форма кроны, количество хвоинок в пучках, длина хвоинок и др. (Duhamel, 1755; Loudon, 1838; Spach, 1842; Patschke, 1913; Shaw, 1914). Позднее стали проводиться исследования по анатомии хвоинок (Engelmann, 1880; Koechne, 1893; Masters, 1904; Фомин, 1914; Pilger, 1926; Соколов, 1928; Джанаридзе, Василевская, 1933; Василевская, 1946; Малышев, 1958; Литвинцева, 1974; Sato, 1995, и др.).

Вегетативные признаки в ряде случаев являются менее изменчивыми, чем признаки шишек, особенно при разграничении близких видов. Часто приходится определять сосны в вегетативном состоянии.

Цель работы — изучение морфологии вегетативной сферы сосен (главным образом, побегов) для выяснения возможности использования вегетативных признаков в систематике и в качестве диагностических признаков в ключах для определения видов и других таксонов. Исследования проводились на базе гербариев Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE), Лесотехнической академии (KFTA) и С.-Петербургского университета (LECB) с использованием собственных сборов автора. Названия таксонов приводятся по принимаемой нами системе Van der Burgh (1973) для всего рода, а также согласно классификации видовых рядов Е. Г. Боброва (1978), предложенной им для отечественных сосен.

Сосны имеют 2 типа побегов (П), сильно отличающихся друг от друга (рис. 1—3). К первому принадлежат удлиненные основные П, ежегодно моноподиально нарастающие из крупных почек, расположенных на верхушках П предыдущего года. Одновременно с формированием верхушечного П из менее крупных почек, расположенных по бокам основной, верхушечной почки, развиваются боковые П, образующие как бы мутовку и имеющие вполне сходное строение с основным верхушечным П.

Все эти побеги несут только чешуевидные листья (чешуи П), в пазухах которых из небольших боковых почек развиваются П 2-го типа, имеющие ограниченный рост и несущие на своей верхушке пучок из 1—8 хвоинок. Эти сильно укороченные побеги — брахибласты (Б) имеют очень короткую ось, несущую у основания 2 супротивных килеватых предлиста (профилла), и затем некоторое количество чешуевидных листьев (чешуй брахибластов), зачатки которых сформировались еще в почке. Чешуевидные листья Б расположены спирально, но основания их обычно тесно сближены, образуя подобие розетки. Обычно они окружают основание расположенных на верхушках Б и также тесно сближенных хвоинок. Совокупности чешуевидных листьев Б в литературе обычно условно называются влагалищами брахибластов (sheaths), поэтому в дальнейшем для их обозначения также будет использоваться этот термин.

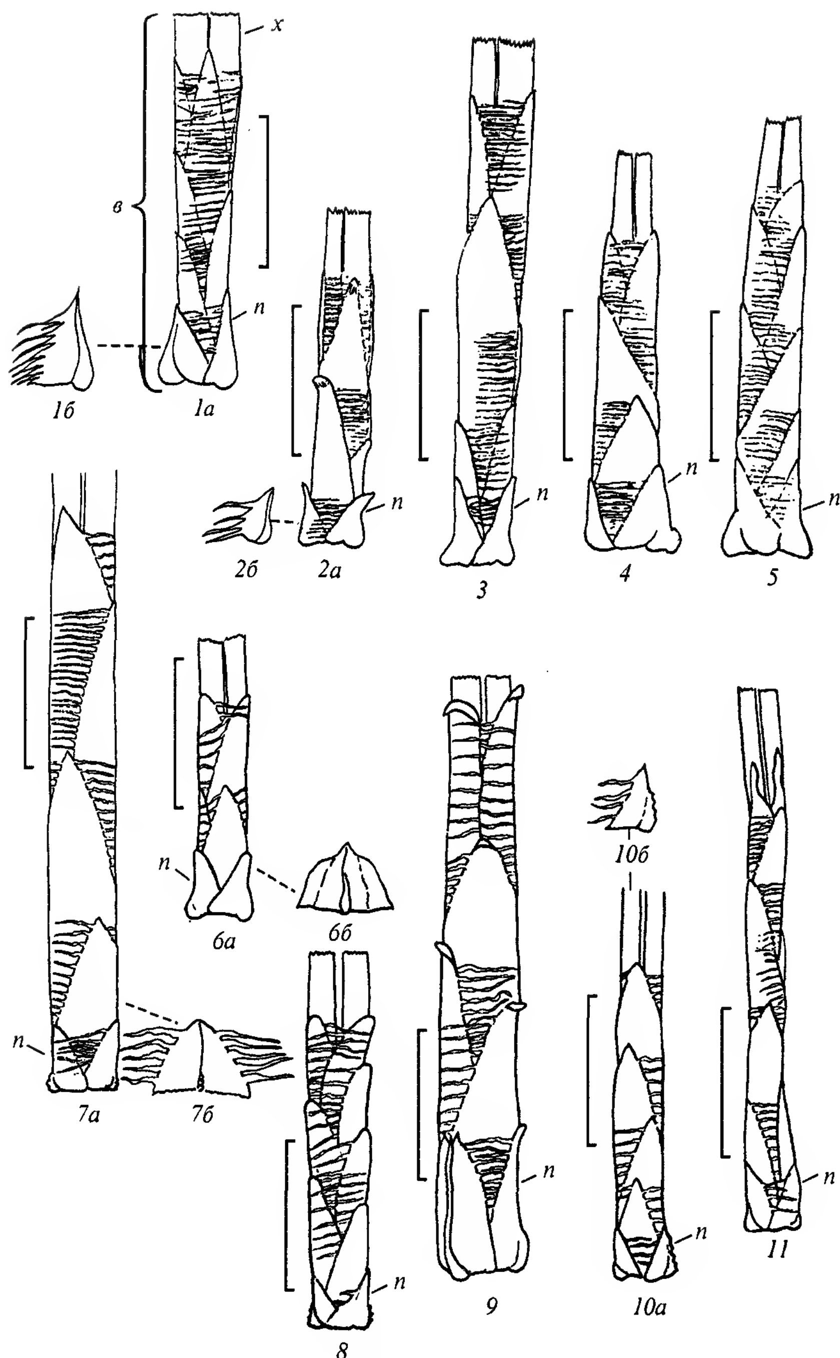


Рис. 1. Морфология профиллов и влагалищ брахибластов видов рода *Pinus* L. (*x* — хвоинка, *в* — влагалище брахибласта, *n* — профилл).

1 — *P. pinea* L. (*1а* — влагалище вместе с профиллом, *1б* — отдельный профилл); *2* — *P. halepensis* Mill. (*2а* — влагалище вместе с профиллом, *2б* — отдельный профилл); *3* — *P. brutia* Ten.; *4* — *P. pityusa* Stev.; *5* — *P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin; *6* — *P. sylvestris* L. (*6а* — влагалище вместе с профиллом, *6б* — развернутый отдельный профилл); *7* — *P. mugo* Turra (*7а* — влагалище вместе с профиллом, *7б* — развернутый отдельный профилл); *8* — *P. funebris* Kom.; *9* — *P. pinaster* Ait.; *10* — *P. densiflora* Siebold et Zucc. (*10а* — влагалище вместе с профиллом, *10б* — отдельный профилл); *11* — *P. massoniana* Lamb. Масштабная линейка: 5 мм.

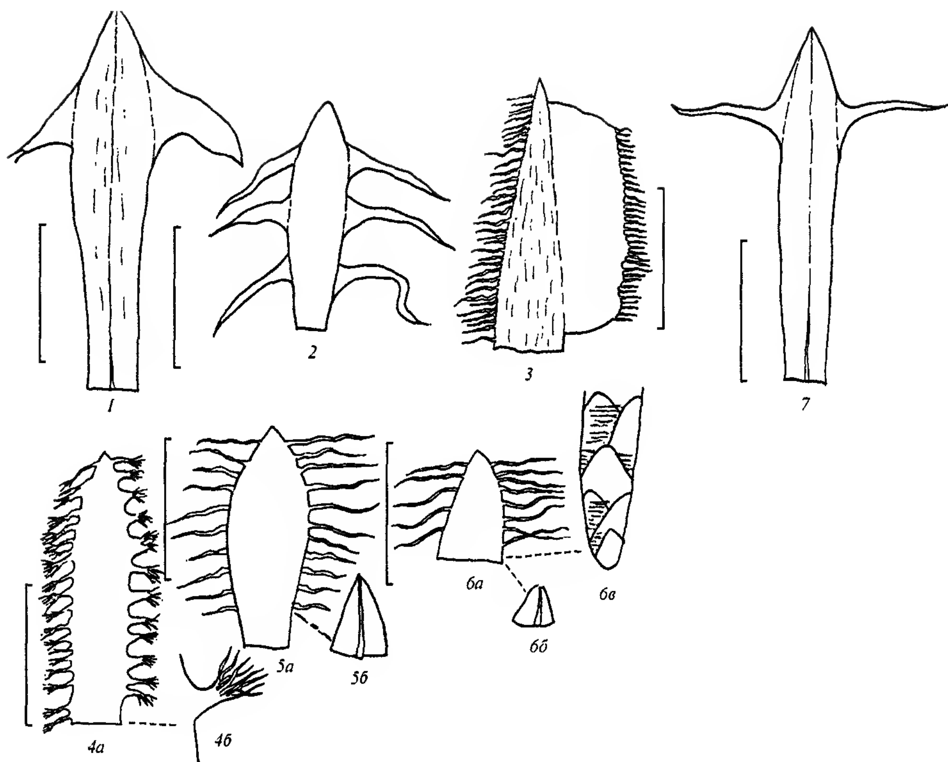


Рис. 2. Морфология чешуевидных листьев брахибластов видов рода *Pinus* L.

1 — *P. aristata* Engelm.; *2* — *P. balfouriana* Grev. et Balf.; *3* — *P. canariensis* C. Smith; *4* — *P. leiophylla* Schlecht. et Cham. (*4а* — чешуевидный лист, *4б* — бахромка по краю чешуевидного листа); *5* — *P. bungeana* Endl. (*5а* — чешуевидный лист, *5б* — развернутый отдельный профилл); *6* — *P. cembroides* Zucc. (*6а* — чешуевидный лист, *6б* — развернутый отдельный профилл, *6в* — влагалище брахибласта); *7* — *P. strobus* L. Масштабная линейка: 5 мм.

Форма, консистенция и цвет чешуй побега, являющихся собственно чешуями верхушечных почек, имеют таксономическое значение, однако эти признаки следует наблюдать в самой верхней части П, где чешуи дольше сохраняются (но не одинаково у разных видов). У основания Б сверху вниз можно наблюдать все стадии разрушения чешуевидных листьев П, являющихся для Б кроющими листьями (их сокращенно можно называть кроющими чешуями брахибластов). После их опадения нередко остается выступающий рубец, а на поверхности более старых П в этом месте — небольшие вздутия, которые имеют систематическое значение.

Побеги даже у близких видов могут быть разной толщины и окраски, хвоя на них может быть скученной на верхушках П или быть распределенной более или менее равномерно. В связи с этим удобно ввести некоторую условную величину — скученность брахибластов: количество Б на 1 см однолетнего побега (на мой взгляд, удобнее всего производить подсчет количества Б близ основания годичного побега). В случае, если хвоинки опадают, подсчет производится по остающимся основаниям кроющих чешуй. Так, например, в ряде *Sylvestres*, у *P. sylvestris* скученность брахибластов — 7—8 брахибластов на 1 см, а у *P. friesiana* — 13—14.

Важное значение при разграничении таксонов различного ранга имеют морфологические особенности профиллов. Хорошие диагностические признаки дают и чешуевидные листья Б, консистенция которых обычно изменяется снизу вверх (от тонкокожистой до перепончатой). Край чешуевидных листьев часто разделяется на бахромки, имеющие у разных видов разную ширину, разную длину и разную окраску.

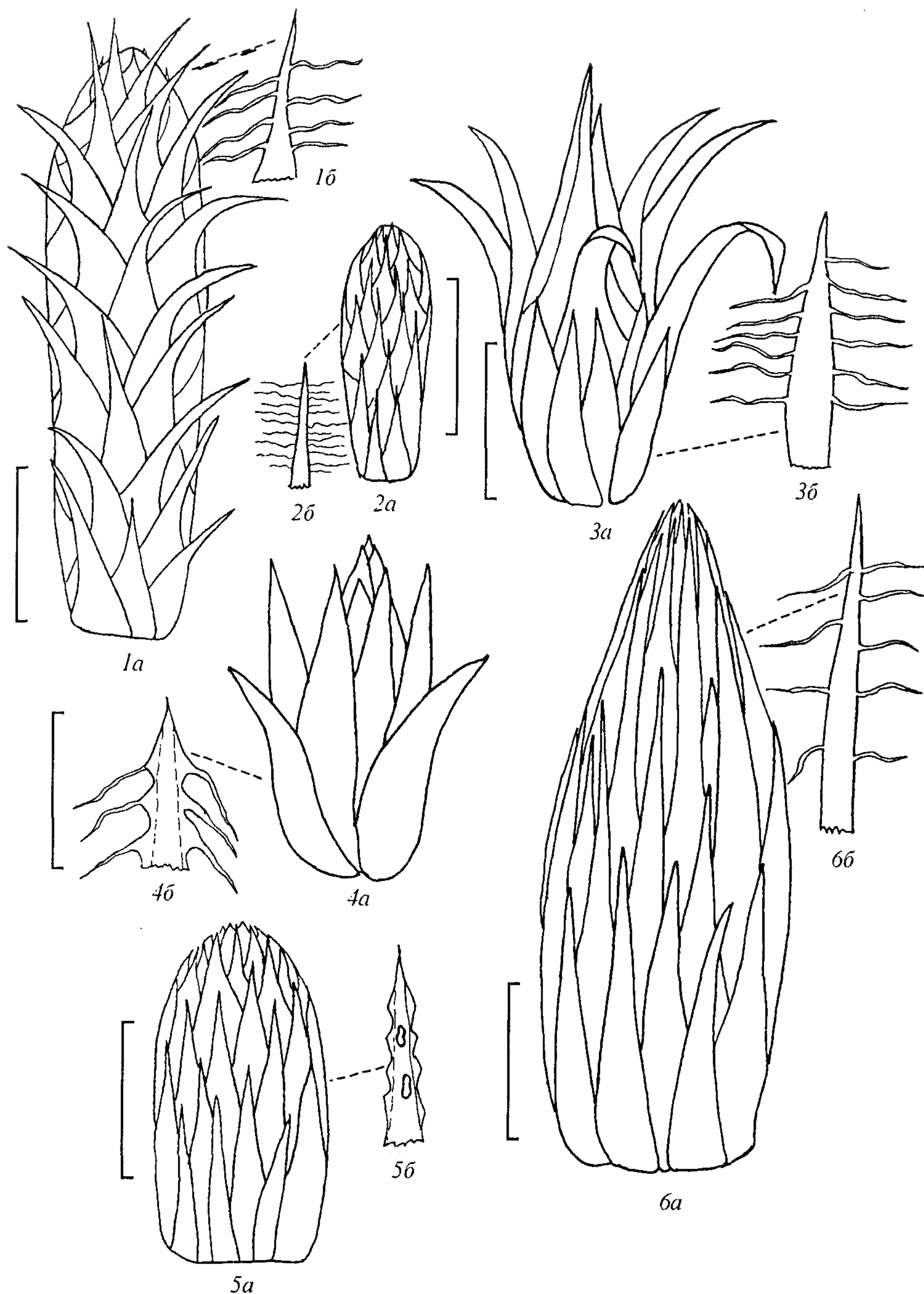


Рис. 3. Морфология верхушечных почек (*а*) и отдельных почечных чешуй (*б*) видов рода *Pinus* L.

1 — *P. serotina* Michx.; *2* — *P. clausa* (Champ. ex Engelm.) Vassey ex Sargent; *3* — *P. densiflora* Siebold et Zucc.; *4* — *P. funebris* Kom.; *5* — *P. banksiana* Lamb.; *6* — *P. ponderosa* Dougl.; *7* — *P. pinea* L.; *8* — *P. brutia* Ten.; *9* — *P. halepensis* Mill.; *10* — *P. pityusa* Stev.; *11* — *P. sosnowskyi* Nakai; *12* — *P. sylvestris* L.; *13* — *P. nigra* Arn.; *14* — *P. mugo* Turra; *15* — *P. sibirica* Du Tour; *16* — *P. koraiensis* Siebold et Zucc.; *17* — *P. bungeana* Endl.; *18* — *P. cembroides* Zucc. Масштабная линейка: 5 мм.

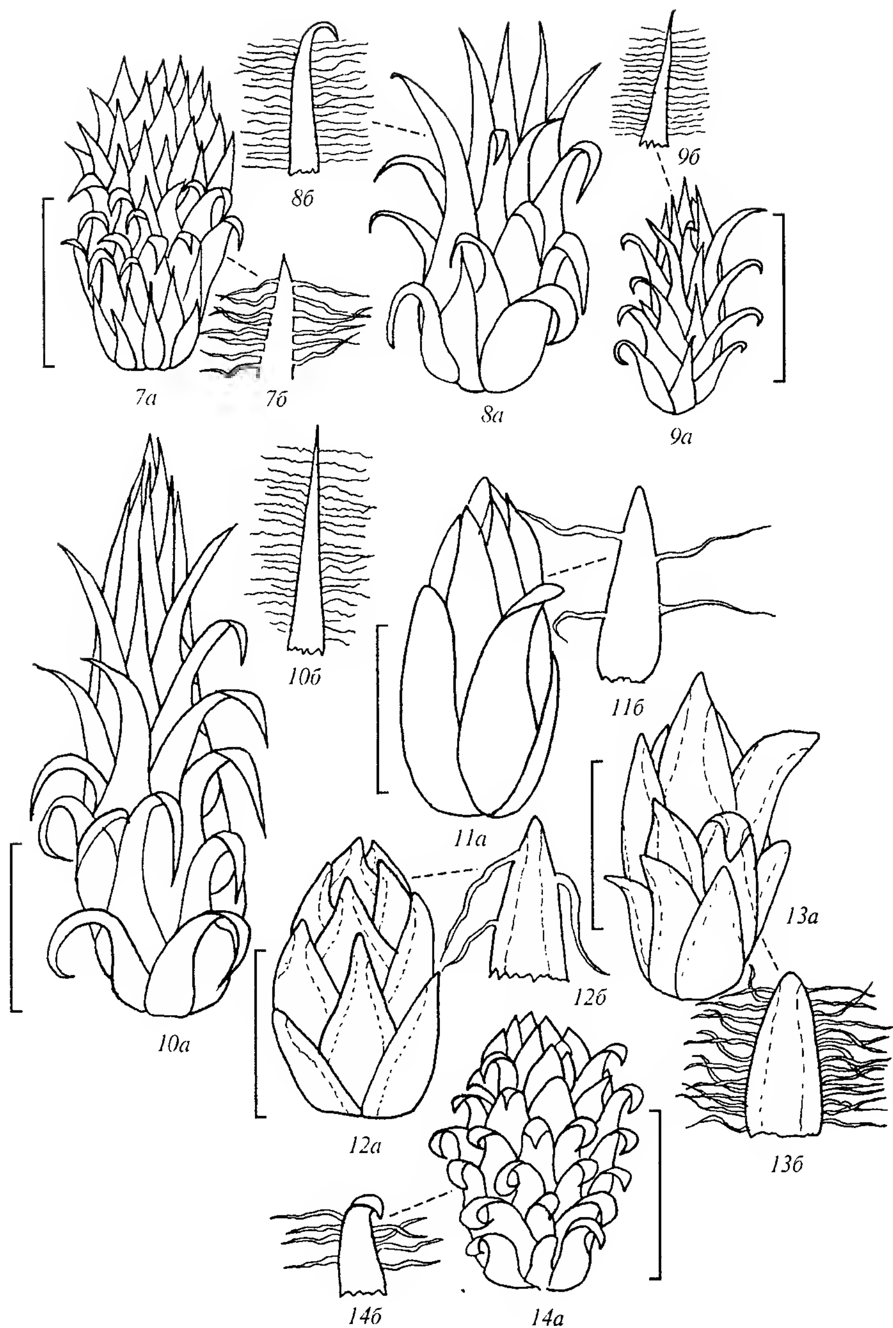


Рис. 3 (*продолжение*).

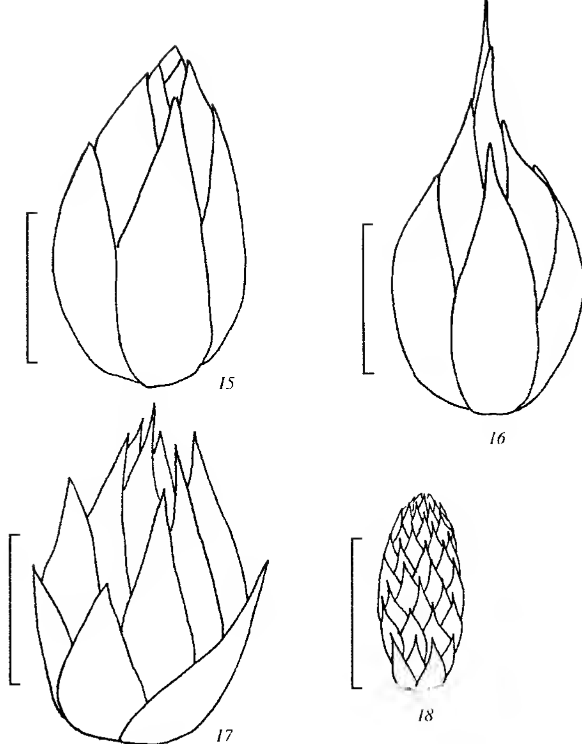


Рис. 3 (*продолжение*).

Таксономическое значение имеют общие размеры влагалищ брахибластов (их длина от основания Б до верхушек верхних чешуй и их наибольшая ширина); степень прилегания чешуй Б к их оси и к основанию пучков хвоинок (они могут плотно прилегать к ним или более или менее отклоняться от них); количество и форма чешуй (особенно строение верхушки чешуй, которая может быть острой или тупой, широко- или узкотреугольной), цвет, степень их блеска (блестящие или тусклые), толщина (пленчатые, перепончатые или тонкокожистые), наличие или отсутствие средней жилки и некоторые другие особенности. Чешуевидные листья большинства видов подрода *Strobus* ланцетные, с единичными или редкими бахромками по краю. В отличие от представителей подрода *Pinus* они охватывают пучок хвоинок очень неплотно, часто образуя перед опадением как бы розетку из сильно отклоненных от оси Б чешуй. В подроде *Pinus* чешуи охватывают пучок довольно плотно, возможно, отчасти благодаря хорошему сцеплению бахромок. Для видов подрода *Pinus* (за исключением секции *Leiophylla*) характерно несколько иное строение края чешуевидных листьев Б. Последние по форме широколанцетные, реже треугольные, по краю, с одной стороны, короткобахромчатые, а с другой — длинные бахромки срастаются, образуя очень широкий пленчатый край, охватывающий пучок хвоинок почти целиком и соединяющийся с расположенным сбоку другим чешуевидным листом при помощи коротких бахромок (рис. 2, *3*). У видов секции *Leiophylla* чешуевидные листья ланцетные с острой верхушкой, по краю с фрагментами пленчатой каймы, несущей очень редкие пленчатые ветвистые бахромки (рис. 2, *4*).

Особенности морфологического строения зимующих почек также могут дать ценные сведения для диагностики отдельных видов. Особенно важны форма, цвет и размеры почек в целом и составляющих их чешуевидных листьев, расположение последних и присутствие на них бахромок или смоляных выделений.

По форме почки могут быть яйцевидными, конусовидными, яйцевидно-конусовидными или цилиндрическими, а их верхушки — тупыми до закругленных, острыми или оттянуто заостренными. Чешуевидные листья — чешуи могут располагаться черепитчато или почти мутовчато.

Форма чешуй почек может быть широкотреугольной, треугольной, широколанцетной и ланцетной. Имеют значение также строение края чешуй, их консистенция и наличие бахромок у них. Так, край чешуй может быть цельным, голым, одного цвета с остальной частью чешуи или более светлоокрашенным, узким или широким; пленчатым, цельным или выгрызенным, а бахромки по краю — длинными или короткими, прямыми или извилистыми, различной окраски (беловатой, серой, желтоватой и т. д.).

Хвоинки на Б располагаются обычно по 2, 3 или 5, иногда по 1 (вследствие редукции 1 хвоинки в 2-хвойном пучке) — у *P. monophylla* или 4 (*P. quadrifolia*), реже — по 6—8 (у некоторых видов, преимущественно мексиканских, подсекций *Pseudostrobi*, *Ponderosae* и др.). Этот признак имеет большое таксономическое значение (неслучайно первые системы рода *Pinus* были построены именно на основе числа хвоинок на Б). Особенно это касается некоторых групп с более или менее стабильным количеством хвоинок (секция *Strobus* подрода *Strobus*, секции *Pinus*, *Pinea* подрода *Pinus*). В других группах число хвоинок на брахибласте может варьировать даже в пределах одного вида. Особой вариабельностью (от 2 до 8 хвоинок) этот признак отличается в секции *Pinaster*. Количество хвоинок на брахибласте может служить показателем продвинутости той или иной группы рода в эволюционном отношении (от сосен с 5—8 хвоинками в пучке к соснам с 1—2 хвоинками).

H. Gaussen с соавт. (1993) во «Flora Europaea» используют в ключах следующие признаки хвоинок: их средние размеры, форму верхушки, жесткость, зубчатость по краям, окраску, а у видов подрода *Strobus* — наличие или отсутствие, а также степень развития устьичных полос на адаксиальной и абаксиальной сторонах хвоинок.

Для более точного определения зубчатости хвоинок по краю предполагается ввести такое понятие, как степень зубчатости — количество зубцов по одному краю хвоинки на 1 см длины. При этом можно выделить 4 типа хвоинок по степени зубчатости: редкозубчатый (10—25 зубцов), среднезубчатый (25—40), частозубчатый (40—55) и густо частозубчатый (более 55). Для некоторых таксонов подрода *Pinus* характерно наличие с верхней стороны хвоинок продольного киля, что также является существенным диагностическим признаком. Стоит еще раз отметить, что признаки кроющих чешуй, профиллов и чешуй следует наблюдать у верхних, более молодых Б побегов, так как у более старых чешуевидные структуры могут опадать или разрушаться.

В подроде *Strobus* существенное значение в разделении его на таксоны ранга секции имеют форма и строение края чешуевидных листьев (ЧЛ) брахибластов. Так, для видов секции *Strobus* характерны узколанцетные ЧЛ с оттянутым основанием, по краю в верхней или средней части с крупной пленчатой бахромкой с расширенным основанием (рис. 2, *7*), а для секции *Parrya* — широколанцетные или треугольные, бахромчатые по краю (рис. 2, *1*, *2*). В диагностике представителей этой группы могут использоваться такие признаки, как размеры влагалища брахибластов и хвоинок, некоторые морфологические особенности ЧЛ (их цвет, строение края, степень развития средней жилки). Особое значение имеет морфология профиллов (их форма и размеры, строение верхушки, края, основания, наличие опушения). Так, при разграничении двух основных подсекций (*Cembrae* и *Strobi*) секции *Strobus* имеют значение форма и размеры профиллов, степень отклоненности от оси Б. Профиллы в подсекции *Cembrae* широколанцетные, не отклоненные от оси, а в подсекции *Strobi* — треугольные или широкотреугольные, отклоненные. Морфологическое строение почек подрода *Strobus* не отличается большим разнообразием. Почки в основном яйцевидные, с ланцетными чешуями, расположенными почти мутовчато (рис. 3, *15—18*). Край почечных чешуй у представителей этого подрода обычно как бы выгрызенный; при этом, у таких видов как *P. strobus*, *P. ayacahuite*, *P. wallichiana*,

край широкоперепончатый, светлее остальной части чешуи, у других (*P. armandii*, *P. peuce*, *P. pumila*, *P. flexilis*) — узкоперепончатый. Довольно оригинальные, двуцветные чешуи имеет *P. bungeana* (светло-коричневые, а ближе к верхушке — темно-коричневые). Для большинства представителей подрода *Strobus* характерно отсутствие бахромок по краю почечных чешуй. Исключение составляет *P. parviflora*, у которой чешуи почек по краю с очень короткими светлыми бахромками, в противоположность близкому виду — *P. pumila*, чешуи которого с цельным пленчатым краем, без бахромок. В некоторых случаях для разграничения близких видов имеют значение форма почек, строение края чешуй. Например, одним из диагностических различий между *P. sibirica* и *P. koraiensis* является едва заостренная верхушка почек у первого из этих видов и оттянутая в довольно длинное острие — у второго вида (рис. 3, *15*, *16*). При различении близких видов в этом подроде лучше рассматривать признаки различных вегетативных органов в комплексе. Например, у *P. peuce* влагалище Б довольно крупное (2.0—2.5 см дл.), ЧЛ светло-желтые с заметной рыжеватой средней жилкой и широким пленчатым краем, чешуи почек с довольно узким, более или менее цельным желтоватым краем; профиллы и молодые побеги голые. У *P. strobus* влагалище Б менее крупное (1.3—1.5 см дл.), ЧЛ светло-коричневые или золотисто-светло-коричневые, более или менее цельные по краю, с едва заметной или совсем незаметной средней жилкой, чешуи почек с широким светлым крупновыгрызенным краем; профиллы в нижней части и молодые побеги с густым опушением из светлых волосков.

Виды секции *Strobus* обладают трехгранной редкозубчатой хвоей. Наиболее редкозубчатыми (10—15 зубцов на 1 см) хвоинками обладают такие виды подсекции *Strobi*, как *P. peuce*, *P. monticola*, *P. parviflora*, *P. lambertiana*, а также вид из подсекции *Cembrae* — *P. cembra*. Несколько бо́льшую зубчатость имеют хвоинки у остальных видов из этого подрода, например, у *P. sibirica*, *P. koraiensis* (17—26 зубцов на 1 см). В то же время у *P. pumila* из этой же секции хвоинки почти цельнокрайные, с едва заметной зубчатостью. Большинство видов из секции *Parrya* (за исключением подсекции *Balfourianae*) имеет уплощенную хвою, их широколанцетные чешуевидные листья по краю густобахромчатые (рис. 2, *5а*). Представителей подсекции *Balfourianae* отличает трехгранная короткая (1.5—5 см дл.) жесткая хвоя, довольно крупные, широкие почки (до 1.5 см дл., 0.7—0.8 см шир.) с многочисленными узколанцентными чешуями, сильно расширенными к основанию и расположенными почти мутовчато, а также чешуевидные листья Б, широколанцетные, по краю с единичными или редкими широкими пленчатыми бахромками. По совокупности признаков вегетативных органов в секции *Parrya* подрода *Strobus* сильно выделяется мексиканская подсекция *Cembroides*. Представители этой подсекции имеют треугольные чешуевидные листья Б, по краю густобахромчатые и довольно плотно охватывающие пучки хвоинок (рис. 2, *6а*), почти веретеновидные с треугольными чешуями, расположенными черепитчато (рис. 3, *18*), т. е. обладают признаками, во многом сходными с видами подрода *Pinus*. Поэтому, очевидно, подсекции *Balfourianae* и *Cembroides*, характеризующиеся столь отличными от других видов подрода *Strobus* признаками, заслуживают более высокого таксономического статуса: они могут рассматриваться в ранге самостоятельных секций.

Подрод *Pinus* характеризуется гораздо бо́льшим разнообразием морфологического строения вегетативных органов. Основное значение при разграничении отдельных секций имеют такие признаки, как консистенция и размеры чешуевидных листьев, а также морфологические особенности почек. Так же как и в подроде *Strobus*, бо́льшую роль в подроде *Pinus* играет морфология профиллов, которая может использоваться в диагностике на уровне подсекции, ряда (основное значение при этом имеет форма профиллов) и вида. Ценными признаками при разграничении таксонов более высокого ранга могут служить форма и размеры профиллов, строение их верхушки, а также края (пленчатый с бахромками или цельный), отклоненность их от оси. Немаловажное значение имеет также морфология киля у профиллов: его форма и размеры (длина, высота в самом высоком месте), форма края и основания, характер

срастания их основания с брахибластом. Для различения близких видов имеют значение в основном размеры профиллов и морфологические особенности киля на них. Так, виды из ряда *Sylvestres* (*P. sylvestris*, *P. friesiana*) характеризуются сильно расширенным в нижней части (рис. 1, *6б*), по краю неясно мелкозубчатым килем, имеющим закругленное основание. Исключение составляет *P. sylvestris* subsp. *cretacea*, у которой киль почти треугольной формы, по краю в нижней части крупнозубчатый. Большинство видов подсекции *Halepenses* (*P. brutia*, *P. pityusa*, *P. stankewiczii*) имеют профилл 2.0—2.5 мм дл., широколанцетный с туповатой верхушкой, киль 0.5—0.6 мм выс.; при этом у *P. brutia*, *P. pityusa*, *P. stankewiczii* киль по краю шиповатый, а у *P. eldarica* — более или менее цельный, иногда с очень редкими неясными зубчиками (рис. 1, *3—5*). Профиллы *P. halepensis* гораздо более мелкие (1.3—1.5 мм дл.), широкотреугольные с закругленной верхушкой, киль 0.3—0.4 мм выс., по краю неясно зубчатые (рис. 1, *2б*). 2 вида из ряда *Nigrae* (*P. pallasiana*, *P. nigra*) отличаются по форме основания киля профиллов: у первого вида основание закругленное, выступающее ниже основания Б на 0.5 мм, в то время как у *P. nigra* — оно островато-закругленное, выступающее на 1 мм. В ряде случаев для различия видов имеет значение также цвет киля. Например, в подсекции *Contortae* у *P. contorta* киль темно-коричневый, отличный по цвету от профилла и чешуевидных листьев, а у *P. banksiana* — коричневый, одного цвета с вышерасположенными чешуями.

Морфологическое строение чешуевидных листьев в этом подроде сильно варьирует. Наиболее крупные (более 3 см дл.) влагалища имеют Б у некоторых мексиканских видов (*P. engelmanii*, *P. coulteri*, *P. lawsonii*, *P. palustris* и др.), наиболее мелкие (0.7—0.9 см дл.) из исследованных видов обнаружены у *P. sylvestris* и *P. friesiana*. Для каждой группы близкородственных видов (по крайней мере для ряда) их размеры примерно одинаковые. Например, в подсекции *Sylvestres* наименьшее по длине влагалище брахибластов имеют виды из ряда *Sylvestres* (0.7—1.1 см дл.), а у представителей ряда *Nigrae* оно имеет длину 1.5—2.3 см.

В диагностике видов используются и такие признаки, как консистенция, степень плотности прилегания чешуевидных листьев и их цвет. Чешуевидные листья обычно становятся снизу вверх менее плотными по консистенции и более светлоокрашенными. У видов с крупными Б чешуи, как правило, охватывают пучок хвоинок довольно плотно, отдельные ЧЛ (по крайней мере большинство нижних) более или менее длинные, тонкокожистые (секции *Sula*, *Leiophylla*, большинство видов из подсекции *Pinaster*, *Attenuatae*, *Oocarpae*, *Sabinianae*). У *P. pinaster* влагалище Б с более свободно прилегающими ЧЛ, их верхушки отогнуты наружу (рис. 1, *9*). Влагалище Б у *P. radiata*, *P. palustris* — сильно расширенное к верхушке, у отдельных ЧЛ верхушка также отогнута наружу. У видов с более плотными чешуевидными листьями их консистенция изменяется снизу вверх от тонкокожистых до перепончатых, а цвет верхних чешуй меняется незначительно. У других представителей рода, имеющих менее крупное влагалище Б (до 3 см дл.), нижние и средние чешуевидные листья перепончатые, светло-бурые, а верхние 2—3-пленчатые, прозрачные, бесцветные или беловатые, довольно резко отличающиеся от окрашенных. Укорочение оси брахибласта при этом приводит либо к большей скученности чешуй (как, например, у видов из ряда *Sinenses*) (рис. 1, *10*, *11*), либо к уменьшению их числа (ряды *Sylvestres*, *Hamatae*) (рис. 1, *6*), которые при этом, как правило, располагаются более или менее свободно. Неплохим диагностическим признаком является также строение бахромки по краю чешуевидных листьев. Бахромки могут быть длинными (заходящими на смежные ЧЛ и иногда опоясывающими все влагалище Б) и короткими (доходящими лишь до смежного ЧЛ), прямыми и извилистыми, широкими и узкими; их цвет также может служить в качестве дополнительного признака при определении близких видов. Так, у *P. pityusa* ЧЛ по краю с сероватыми или серовато-желтыми бахромками, а у *P. stankewiczii* — с белыми.

Почки видов подрода *Pinus* морфологически отличаются большим многообразием. Например, виды подсекции *Halepenses* (*P. pityusa* и близкие ей виды), которая в системе рода Van der Burgh (1973) входит в секцию *Pinea*, характеризуются конусо-

видными почками с ланцетными чешуями с сильно отогнутой верхушкой, располагающимися черепитчато, густо покрытыми по краю длинными узкими светлыми бахромками (рис. 3, *8—10*). Из всех видов подсекции наиболее мелкие почки (0.6—0.7 см дл., 0.3—0.4 см шир.) имеет *P. halepensis* (рис. 3, *9а*). Почечные чешуи у этого вида, так же как и у *P. brutia*, *P. stankewiczii*, ланцетные, располагаются черепитчато, более или менее сближенно на оси. У *P. pityusa*, *P. eldarica* чешуи узколанцетные, располагающиеся черепитчато, не сближенные на оси (рис. 3, *10*). Почки *P. pinea* (подсекции *Pineae*) из той же секции в основном сходны с представителями подсекции *Halepenses* по морфологии (рис. 3, *7*). Секция *Pinus* отличается довольно большим морфологическим разнообразием почек и их чешуй. В подсекции *Sylvestres* у видов из ряда *Sinenses* (*P. tabulaeformis*, *P. densiflora*, *P. funebris*, *P. massoniana* и др.) почки конусовидные, чешуи узколанцетные, по краю со светлыми узкими бахромками, располагаются почти мутовчато (рис. 3, *3*, *4*). В отличие от *P. densiflora*, край темно-коричневых чешуй которой густо покрыт узкими светлыми бахромками, чешуи почек у *P. funebris* более светлые, золотисто-красновато-коричневые с пленчатым крупновыгрызенным краем, иногда с редкими пленчатыми бахромками. Представители ряда *Hamatae* (*P. sosnowskyi*, *P. kochiana*, *P. armena*, *P. fominii*) характеризуются широколанцетными темно- или светло-коричневыми чешуями почек с редкими длинными бахромками по краю, расположенными черепитчато-мутовчато или почти мутовчато (*P. fominii*) (рис. 3, *11*). Несколько иное морфологическое строение имеют почки более северных сосен — *P. sylvestris*, *P. friesiana* (рис. 3, *12*). У них почки яйцевидной формы, а их чешуи располагаются черепитчато и имеют по краям довольно редкие длинные извилистые бахромки. У *P. sylvestris* чешуи более светлые, треугольные, а у *P. friesiana* — широкотреугольные. У *P. sylvestris* subsp. *cretacea* почки веретеновидные или узкояйцевидно-конусовидные, а их чешуи по краю с довольно длинными и густо расположенными пленчатыми бахромками. У видов ряда *Nigrae* почки яйцевидно-конусовидные (*P. nigra*, *P. pallasiana*) или конусовидные (*P. heldreichii*); чешуи их располагаются почти мутовчато, широколанцетные; пленчатый край чешуй широкий, с длинными, немного извилистыми бахромками (рис. 3, *13*).

Виды, входящие в подсекцию *Australes* (секция *Pinaster*), характеризуются довольно разнообразными размерами и морфологией почек. Однако большинство из них (так же как и многие представители подсекций *Ponderosae*, *Sabinianae*, *Pseudostrobi* и др.) имеет почки крупные (до 3 и более см дл.), цилиндрические, почечные чешуи узколанцетные, расположенные черепитчато, более или менее расставленные или сближенные на оси, с густо расположенными бахромками по краю (рис. 3, *1*, *6*). У видов *P. virginiana*, *P. clausa*, *P. glabra* почки более мелкие (0.5—0.8 см дл.) (рис. 3, *2*), а у *P. rigida* почки 0.8—0.9 см дл., яйцевидные, с широколанцетными чешуями. Представители подсекции *Attenuatae* имеют почки также довольно мелкие (0.6—0.8 см дл.), яйцевидные, а их широколанцетные, черепитчато расположенные чешуи по краю с редкими бахромками.

Хвоинки в подроде *Pinus* характеризуются гораздо большей зубчатостью (среднезубчатые и частозубчатые), причем различия в этом отношении хорошо заметны уже на уровне ряда. Так, в подсекции *Sylvestres* виды, составляющие ряд *Sylvestres*, имеют хвоинки с зубчатостью 30—50 зубцов на 1 см. В то же время виды из ряда *Sinenses* имеют частозубчатые и густо частозубчатые по краю хвоинки (50—65 зубцов на 1 см). У видов ряда *Sinenses*, куда относится и *P. funebris*, хвоя довольно мягкая, так же как и у видов из ряда *Halepenses* (у них хвоинки с 35—50 зубцами на 1 см). Более жесткая хвоя у представителей рядов *Hamatae* и *Sylvestres* также имеет свои значения зубчатости, однако принципиальных различий между этими рядами по данному признаку не наблюдается. Виды из ряда *Nigrae* отличаются среднезубчатой хвоей, например, у *P. pallasiana* — 25—35 зубцов на 1 см, *P. nigra* — 30—45. В подсекции *Halepenses* у *P. stankewiczii*, *P. brutia*, *P. eldarica* хвоя среднезубчатая (30—40 зубцов на 1 см), у *P. pityusa*, *P. halepensis* — частозубчатая (40—50 зубцов на 1 см).

Край хвоинок сосен в подроде *Pinus* загнут на верхнюю сторону, нижняя их поверхность слегка выпуклая. Загнутость краев хвоинок (край сильно-, средне- и малозагнутый или хвоинки почти плоские) и характер, а также форма их верхушки, могут служить в качестве дополнительных диагностических признаков при разграничении близких видов. Следует учитывать, что на гербарных образцах край хвои часто бывает загнут несколько сильнее, поэтому желательно изучение этого признака на живых растениях. Хвоинки с сильнозагнутым краем характерны для большинства видов ряда *Sinenses* (однако у *P. tabulaeformis* и *P. funebris* край хвоинок среднезагнутый). Одной из характерных особенностей ряда *Sylvestres* являются хвоинки со среднезагнутым краем и с постепенно заостренной верхушкой, но у *P. friesiana* хвоя очень короткая (3—3.5 см дл.), почти плоская и с характерным внезапно заостренным кончиком. Имеет значение также выраженность устьичных полосок. У некоторых видов (*P. tabulaeformis*, *P. nigra*, *P. sylvestris*, *P. friesiana*) устьица могут располагаться в виде рядов светлых точек.

Кроме перечисленных признаков, в систематике сосен могут быть использованы морфологические особенности основных побегов и их кроющих чешуй. У большинства сосен кроющие чешуи сохраняются при основании Б, однако у некоторых видов (ряды *Sylvestres* и *Sinenses* из подсекции *Sylvestres*, подсекция *Halepenses*) они быстро опадают, что, несомненно, также может быть использовано в диагностических целях. Одним из разграничительных признаков 2 близких видов (*P. sylvestris* и *P. friesiana*) является то, что у 1-го вида кроющие чешуи светло-коричневые 0.4—0.5 см дл., 0.20—0.25 см шир., ланцетные, а у 2-го — более крупные (0.6—0.7 см дл., 0.3—0.4 см шир.), широколанцетные и отличающиеся по цвету (коричневые или темно-коричневые) от выше расположенных чешуевидных листьев. У других видов (в секции *Pinaster* — подсекции *Ponderosae*, *Australes*, *Pseudostrobi*, в секции *Pinus* — у *P. pallasiana* и др.) на молодых побегах сохраняются довольно длинные кроющие чешуи, которые иногда закручиваются книзу улиткообразно (*P. montezumae*, *P. montezumae* var. *rudis*, *P. canariensis* и др.). Рубцы, образующиеся после опадения кроющих чешуй на более старых побегах, у большинства видов почти незаметны, но у некоторых довольно сильно выделяются в виде слегка приподнятых килеватых (например, у *P. heldreichii*, откуда ее название — «панцирная сосна»; *P. mugo* и др.), подушковидных утолщений (*P. leiophylla*) или бугорков (*P. friesiana*, *P. flexilis*), что создает характерный рисунок на поверхности побегов.

Таким образом, рассмотренные выше признаки вегетативных органов являются ценными для разграничения таксонов различного ранга и могут быть использованы как в систематических целях, так и для диагностики отдельных и, что особенно важно, близких видов сосен.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность и благодарность Н. Н. Цвелёву за помощь в подготовке статьи к публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Джапаридзе Л. И., Василевская Л. М. К анатомической характеристике кавказских сосен // Тр. Тифл. бот. ин-та. 1933. Т. 1. С. 271—284.

Василевская Л. М. Анатомическое строение хвои сосен черноморского побережья Кавказа // Тр. Тифл. бот. сада. 1946. Т. 10. С. 95—108.

Литвинцева М. В. Особенности строения клеток паренхимы хвои у видов группы *Cembra* рода *Pinus* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1501—1505.

Малышев Л. И. Применение анатомического метода для целей определения сосен и выявления их филогении // Тр. Восточно-Сиб. филиала. Сер. биол. 1958. Вып. 7. С. 107—127.

Соколов П. Я. К вопросу о географических расах *Pinus sylvestris* L. // Изв. Главн. бот. сада СССР. 1928. Т. 27. № 5—6. С. 559—586.

Фомин А. В. К систематике крымско-кавказских видов и подвидов рода *Pinus* // Вестн. Тифл. бот. сада. 1914. Вып. 34. С. 1—12.
Duhamel du Monceau H. L. Traité des arbres et arbustes qui se cultivent en France en pleine terre. *Pinus* Tourn. et Linn. Paris, 1755. T. 2. P. 121—169.
Engelmann G. Revision of the genus *Pinus* and description of *Pinus elliottii* // Trans. Acad. Sci. St. Louis, 1880. Vol. 4. P. 161—190.
Gaussen H., Heywood V. H., Charter A. O. Genus *Pinus* L. // Tutin T. et al. (eds), Flora Europaea. Cambridge, 1993. Vol. 1. Ed. 2. P. 40—44.
Koehne E. Deutsche Dendrologie. Stuttgart, 1893. S. 28—33.
Loudon J. C. *Pinus* L. // Arhoretum and Fruticetum Britannicum. London, 1838. Vol. 4. P. 2152—2292.
Masters M. T. A general view of the genus *Pinus* // Jour. Linn. Soc. London, 1904. Vol. 35. P. 560—659.
Patschke W. Über die exstratropischen ostasiatischen Coniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung Ostasiens. Leipzig, 1913. 776 p.
Pilger R. *Gymnospermae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig, 1926. Bd 13. S. 1—447.
Sato T. Multivariate analysis of needle size and its anatomical traits of *Pinus* subgenus *Haploxylon* (soft pines) on Mt. Tateyama, Toyama Prefecture, Japan // J. Jap. Bot. 1995. Vol. 70. P. 253—259.
Spach E. Histoire naturelle des végéteaux. Phanérogames. Paris, 1842. Vol. 11. 444 p.
Shaw G. R. The genus *Pinus* // Publ. Arnold Arbor. 1914. N 5. 96 p.
Van der Burgh J. Hölzer der niederrheinischen Braunkohlenformation, 2. Hölzer der Braunkohlengruben «Maria Theresia» zu Herzogenrath, «Zukunft West» zu Eschweiler und «Victor» (Zülpich Mitte) zu Zülpich. Nebst einer systematisch-anatomischen Bearbeitung der Gattung *Pinus* L. // Rev. Palaeobot. Palynol. 1973. Vol. 15. P. 73—275.

SUMMARY

The features of *Pinus* vegetative organs that may be used for systematic purposes are described.

УДК 502.75 : 582.579.2 : 631.524 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© Г. П. Семенова, В. М. Доронькин

IRIS LUDWIGII (*IRIDACEAE*) — РЕДКИЙ ВИД ФЛОРЫ СИБИРИ: БИОЛОГИЯ, ИНТРОДУКЦИЯ

G. P. SEMENOVA, V. M. DORONKIN. *IRIS LUDWIGII* (*IRIDACEAE*), A RARE SPECIES OF THE SIBERIAN FLORA: BIOLOGY AND INTRODUCTION

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 28.12.1999

Впервые изучена биология и экология *Iris ludwigii* (в природе и условиях ботанического сада, г. Новосибирск), вида, перспективного для интродукции.
Ключевые слова: *Iris ludwigii*, биология, экология, интродукция, охрана.

Iris ludwigii Maxim. (*Iridaceae*) — касатик Людвига (рис. 1) — многолетнее травянистое растение, эндемик Алтая и Восточного Казахстана. Растет в степях на каменистых склонах южной и юго-западной экспозиции, на высоте 250—300 м над ур. м.: в Алтайском крае — Третьяковский р-н, окрестности пос. Екатерининское; в Восточно-Казахстанской области — окр. Зыряновского рудника; окр. пос. Малокрасноярск на Иртыше, выше устья р. Бухтармы; Большенарымский р-н, окр. пос. Катон-Карачай; Нарымский хр., берег р. Курчум у пос. Маралиха; Самарский р-н, окр. пос. Подгорное; Убинский р-н, окр. пос. Верхубинка, за р. Козлихой, склоны горы Лунихи; Калбинский хр., долина р. Черновой, там же окр. Сибинских



Рис. 1. *Iris ludwigii.*
Ботанический сад, г. Новосибирск, 15 июня 1998 г.

озер (Федченко, 1935; Родионенко, 1961; Доронькин, 1984, 1995). Вид включен в Красную книгу РСФСР для государственной охраны (Доронькин, 1988). Людвиго-ирисово-типчаковые каменистые степи занесены как редкие сообщества в Зеленую книгу Сибири (Доронькин, 1996).

Все местообитания данного вида входят в пастбищные угодья и испытывают максимальную антропогенную нагрузку. Действенным методом охраны *Iris ludwigii* является его интродукция в условия ботанического сада, где мы смогли создать интродукционную популяцию, изучить биологию, экологию и вопросы размножения.

Материал и методика

Iris ludwigii интродуцирован в 1983 г. из Алтайского края, Третьяковского р-на, окр. пос. Екатерининское, где он растет в разнотравной каменистой степи (коллектор В. М. Доронькин, интродуктор Г. П. Семенова).

По агроклиматическому районированию Д. И. Шашко (1985), район интродукции — Центральный сибирский ботанический сад (ЦСБС, г. Новосибирск, высота 139 м над ур. м., метеостанция «Огурцово») и природное местообитание (окрестности пос. Екатерининское на юге Алтайского края, метеостанция «Краснощеково», высота 240 над ур. м.), относятся к умеренному поясу.

Семена проращивали в чашках Петри на песке при комнатной температуре 18—24 °С на свету и в темноте, холодную стратификацию проводили в холодильнике при температуре 0—5 °С. Для описания основных признаков растений *iris ludwigii* брали 15 модельных средневозрастных генеративных особей. Среднее число цветков, плодов и плодоцветение определяли на особь. Средний процент завязывания семян подсчитывали у 60 плодов. Средние параметры плодов и семян определяли в 20-кратной повторности. Все исследования проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Серебряков, 1952; Серебряков, Серебрякова, 1965; Смирнова и др., 1979; Методика..., 1979; Методические..., 1980; Заугольнова и др., 1988). Семенное размножение *Iris ludwigii* осуществляли по методике выращивания редких растений из малого числа семян (Дюрягина, 1982). За критерий оценки состояния вида принята его жизненность: мощность растений, степень развития вегетативных и генеративных побегов, общие размеры, возможность прохождения всех этапов жизненного цикла, особенности семенного и вегетативного размножения, способность самоподдержания численности популяции. Город Новосибирск входит в лесостепную зону Предалтайской провинции, пос. Екатерининское — в степную зону, Западнопредалтайской провинции. Условия естественного местообитания более засушливы, чем условия района интродукции. На станции «Краснощеково» отмечаются бóльшие суммы эффективных и активных температур, более продолжительные периоды со среднесуточной температурой выше 0, 5, 10, 15 °С, значительно ниже коэффициент атмосферного увлажнения. В природных условиях Центрального сибирского ботанического сада кроме зональных черт существенно проявляются азональные особенности, обусловленные его положением в террасово-боровой правобережной зоне Приобья, вблизи Обского водохранилища, что создает более влажные условия, чем в других районах лесостепной зоны. Лимитирующими факторами при интродукции в условиях ботанического сада являются: недостаток тепла и избыточное увлажнение. Учитывая это, для *Iris ludwigii* подбирали возвышенные, хорошо осветленные участки.

Результаты и обсужденне

Iris ludwigii — многолетний, рыхлодерновинный, летне-зимнезеленый гемикриптофит. Корневища гипогеогенного происхождения, побеги с короткой дугообразной корневищной частью. В состав коротких корневищ входят оси розеточных частей побегов, несущие, как правило, многочисленные почки возобновления и придаточные корни. Листья мечевидно поникающие. Цветонос 1—2.5 см дл., с двумя крупными (8—12 см в диам.) фиолетово-синими цветками. Наружные доли околоцветника имеют на ноготке белое пятно, переходящее на отгиб. Вдоль ноготка и в нижней части отгиба имеются волоски.

Плод — трехгранная коробочка (рис. 2), нижняя часть которой окрашена в серо-темно-фиолетовый цвет, верхняя и носик — в серо-черный. Коробочки на коротких плодоножках (1—2.5 см дл.), располагаются в основании листьев у поверхности почвы или наполовину погруженные в нее. Длина коробочки 1.42 см, ширина 0.9 см.

Свежесобранные семена шаровидные, охряно-желтые. Семенная кожура состоит из 3 слоев: наружный слой перепончатый, свободно облегает семя, образуя множество морщин и борозд; промежуточный слой коричневый, кожистый, легко снимается; внутренний слой темно-коричневый, плотно прилегающий к стекловидному эндосперму. При набухании верхний слой кожуры семени темнеет. Длина семени 5.68 мм, ширина 4.83, толщина 4.65 мм. Длина эндосперма 3.88 мм, ширина 3.34, толщина



Рис. 2. Плоды *Iris ludwigii*.
Масштабная линейка: 1 см.

3.18 мм. Зародыш линейный, иногда чуть изогнут, в корешковой части чуть расширен, в верхней — заужен, его длина 2.31 мм, ширина 0.72 мм. Масса 1 тыс. сухих семян в среднем составляет 33.18 г.

Семена прорастают в темноте при температуре 20—25 °С. Характерной особенностью является длительный период (26 дней) до прорастания. Прорастание длится 36 дней, всхожесть составляет 72 %. Предварительная холодная стратификация семян при температуре 0—5 °С в течение 34 и 114 дней не ускорила прорастания в темноте при 20—25 °С, период до прорастания после холодной стратификации составил соответственно 55 и 39 дней.

Размножается *Iris ludwigii* как в природе, так и в культуре в основном вегетативно и в малой степени семенами. Посев необходимо проводить осенью. Лучшие результаты нами были получены при размножении рассадным способом (Дюрягина, 1982). Для проростков свойственно быстрое развитие как надземной, так и подземной сферы. На третий день после прорастания проросток имеет длину корня до 1.2 см, влагалище семядоли 3 мм, черешок семядоли 1 мм, первый лист 2.5 мм.

Проростки — особи с одним листом. Длина первого листа от 0.4 до 0.9 см, ширина 1 мм, длина главного корня 1.4 см, характерно начало развития придаточного корня. Возраст 14—18 дней.

Всходы — особи с тремя листьями (рис. 3, *а*). Длина первого листа 0.9 см, ширина — 1 мм; второго и третьего соответственно 2.9, 1.5 и 5.2, 2.0 мм. Длина главного корня 4.5 см, с двумя боковыми по 6 мм каждый, длина придаточного корня 1.7 см. Возраст 23—26 дней.

Ювенильные растения включают в себя особи с 6—7 листьями (рис. 3, *б*). Молодые листья крупные, если длина второго листа 2.9 см, ширина 1.5 мм, то размеры шестого листа соответственно 13.2 см и 4 мм. Идет интенсивное развитие придаточных и боковых корней. Корневая система кистевидная, состоит из 6 корней: одного главного и пяти придаточных, расходящихся от зоны кущения веером, длина

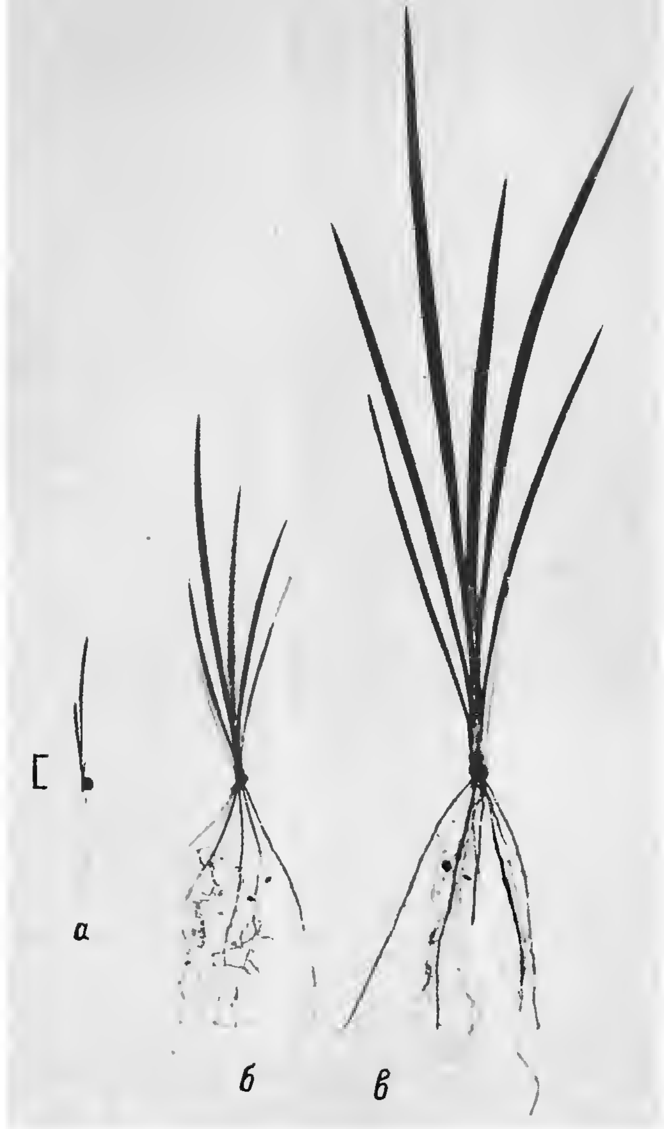


Рис. 3. *Iris ludwigii*.

а — всходы, *б* — ювенильные растения, *в* — имматурные растения.

корней 11.5 см, толщина 1—1.5 мм. На придаточном и главном корнях развиты боковые с множеством корневых волосков. Возраст 80—90 дней.

Имматурные растения (рис. 3, *в*) — особи с 10—12 листьями, первые 4—5 листьев засыхают. Растения начинают ветвиться: в основании надземного побега с двух противоположных сторон появляются 2 почки, дающие 2 дочерних побега. Степень развития почек различна: одна почка открытая (длина 1.7 см), имеет 3 листа, другая — закрытая (длина 0.8 см). Длина самого крупного листа 26 см, ширина 6 мм. Длина корневой системы 25 см, имеет 9 корней, диаметр которых 2—3.5 мм. Корни желтоватые, покрыты многочисленными поперечными кольцеобразными морщинками, выполняющими втягивающую роль. Стебли растений погружены в почву на глубину 5—10 см. Узел кущения утолщенный, плоский, его длина 1.2 см, ширина 0.8 см, толщина 0.5 см. Под зиму особи уходят, имея 3—16 вегетативных побегов и длину листьев 24—32 см. Возраст 1 год.

Виргинильные особи формируют компактный куст из интенсивно нарастающих вегетативных побегов. Число побегов 8—37, листьев 32—185, корней 52—70, длина листа 33—47 см, ширина 6 мм. Из нижних пазушных почек узла кущения формируются молодые корневища в виде белых выростов с чешуевидными листьями. Корневище растет дугообразно, на нем образуется утолщение, из которого в дальнейшем появляются корни и листья парциального побега. На 4-й год жизни (12 июля) на особи было отмечено 5 новых, в разной степени сформированных, корневищ. На конце 1-го корневища образован надземный побег из 7 листьев и 5 корней, остальные 4 — менее развиты. В конце вегетационного периода каждая особь имела дополнительно в среднем по одному парциальному побегу. На 5-й год продолжалось разрастание и на каждую особь отмечено 1—6 парциальных побегов. Молодые корни светлые, с желтым чехликом, старые — жесткие, темно-коричневые. Возраст 4—5 лет.

Молодые генеративные растения имеют до 55 вегетативных и 1—3 генеративных побегов. На генеративном побеге 2 цветка. Цветоное в среднем 1.5 см дл., на вершине которого супротивно отходят 2 цветоножки. У основания цветоножек расположены 3 зеленых пергаментновидных листочка обвертки. Наружные доли околоцветника темно-синие, в основании отгиба и на ноготке имеется белое пятно с синими прожилками, в центральной части это пятно зеленоватое. Внутренние доли фиолетовые, ланцетовидные в нижней части бордовые. Пыльники оранжевые, длина 1.1 см, ширина 1.5, тычиночная нить 0.9—1 см дл. Плоды на генеративном побеге, как правило, разных размеров: если длина плодоножки одного плода 1.1 см дл., коробочки 1.5 см дл. (без носика), ее ширина 0.9 см, то размеры другого соответственно 1.5, 1.7 и 0.9 см. Возраст молодых генеративных особей 5—6 лет.

Средневозрастные генеративные растения рыхлодерновинные, наблюдается отмирание материнского побега, продолжительность жизни которого 5—6 лет. В условиях ботанического сада были отмечены более крупные цветки и семена, но более низкая семенная продуктивность. Если в природе плод содержит от 1 до 15 шт. семян, то у растений, произрастающих в условиях ботанического сада, — от 0 до 2 шт. семян. Коэффициент завязывания семян в природе составляет 9.7 %, в условиях культуры — 0.72 %. Однако в условиях ботанического сада отмечено большее количество семязачатков в плоде. Несоответствие условий ботанического сада условиям естественного местообитания отрицательно отражается на плодовитости *Iris ludwigii*. Возраст 7—9 лет.

Взрослые генеративные растения имеют большое число побегов и листьев. Дерновина становится более рыхлой из-за отмирания старых побегов. Цветков на особи 10—55. Возраст 10—16 лет.

Характерной особенностью растений в природе и в культуре является низкий процент завязывания семян. Если у видов с высокой плодовитостью в экстремальные годы происходит снижение семенной продуктивности, то у *Iris ludwigii*, с низкой плодовитостью при неблагоприятных условиях, семена не образуются совсем (рис. 4). Растения размножаются преимущественно вегетативным путем. За 7 лет от 3 особей, имевших по 3 побега, искусственным делением корневища была получена популяция из 45 особей, которые имели в среднем по 55 побегов каждая. Коэффициент размножения составил 99.6 %.

По ритму развития *Iris ludwigii* является длительно вегетирующим растением, с раннелетним типом цветения (начало цветения, по нашим данным, обычно наступает 1—13 июня), быстроцветущим (продолжительность цветения популяции около 20 дней), длительно созревающим (период плодоношения составляет до 89 дней). Наблюдается вторичное цветение: в 1992 г. было отмечено 3 волны цветения (рис. 4). Ритм развития зависит от погодных условий. Большое влияние на формирование семян оказывают температурные условия в конце мая и первой половине июня, когда идет цветение. Если в этот период, как это было отмечено в 1995 г., наблюдается прохладная, дождливая погода, то у *Iris ludwigii* семена не образуются (рис. 5). Это обусловлено отсутствием насекомых — опылителей, несоответствием температурных

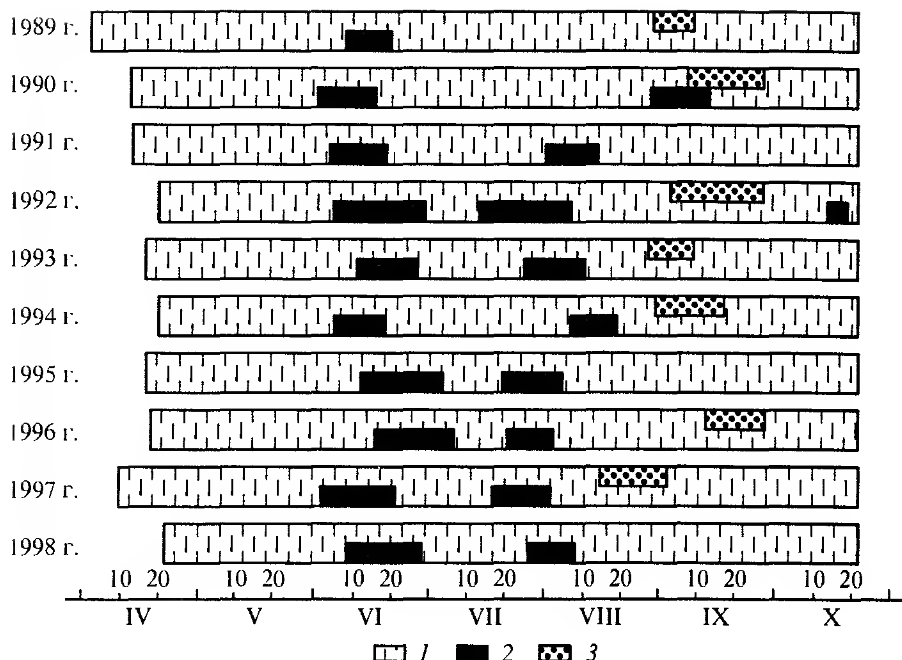


Рис. 4. Фенологический спектр *Iris ludwigii*.

Ботанический сад, г. Новосибирск, 1989—1998 гг. *1* — вегетация, *2* — цветение, *3* — зрелые семена. По оси абсцисс — месяцы (римские цифры) и числа (арабские цифры).

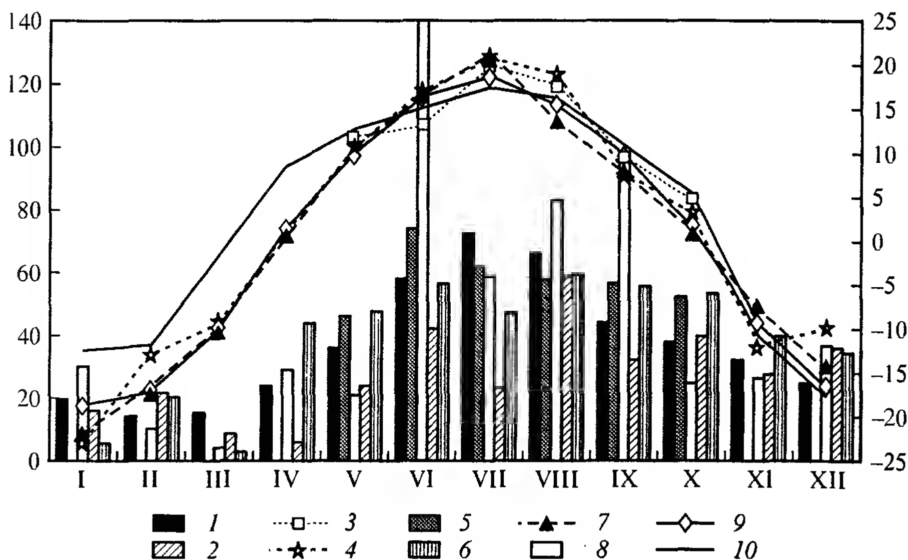


Рис. 5. Основные метеорологические показатели по станции «Огурцово» (г. Новосибирск, 1995—1998 гг.).

Сумма осадков: *1* — многолетняя, *2* — за 1997 г., *5* — за 1995 г., *6* — за 1998 г., *8* — за 1996 г. Средняя температура воздуха: *3* — за 1995 г., *4* — за 1998 г., *7* — за 1996 г., *9* — многолетняя, *10* — за 1997 г. По оси ординат: слева — сумма осадков, мм; справа — средняя температура воздуха, °C; по оси абсцисс — месяцы.

условий требованиям вида в период формирования семян. За период (1983—1999 гг.) у *Iris ludwigii* не было семян в 1985, 1986, 1988, 1991, 1995 и 1998 гг.

Iris ludwigii в условиях культуры — зимнезеленое растение, под снег растения уходят с зелеными листьями. Весной листья осенней генерации рано начинают фотосинтезировать, продолжительность их жизни до начала июля. Одновременно образуется весенняя генерация листьев, которые фотосинтезируют до 1-й половины августа. Постепенно с угасанием деятельности листьев весенней генерации идет развитие листьев летней генерации, деятельность которых заканчивается в октябре. На смену листьям летней генерации отрастают листья осенней генерации. 18 октября 1999 г. на каждом побеге было по 2—3 зеленых листа 5—7 см длиной. Таким образом, за вегетационный период на особи происходит смена 4 генераций листьев.

В первые годы интродукции в чистой монокультуре *Iris ludwigii* устойчив к болезням. Взрослые популяции подвержены поражению ржавчиной ирисов — *Piccinia iridis* (DS) Wallr. (определение фитопатолога Е. Ф. Пищальниковой, ЦСБС СО РАН).

Растения *Iris ludwigii* декоративны благодаря вееровидным, узким, мечевидно-поникающим ярко-зеленым листьям и крупным фиолетово-синим цветкам.

Основные показатели адаптации — высокая степень вегетативного размножения, быстрое укоренение, высокая жизнестойкость проростков, морозо-, зимоустойчивость растений, устойчивый феноритм — способствуют успешной интродукции *Iris ludwigii* за пределы его ареала. По 4-балльной шкале оценки интродукции (Семенова, 1997) этот вид с оценкой 3 балла относится к группе среднеперспективных видов: его успешно можно выращивать рассадным способом и вегетативным — делением корневищ.

Основные меры охраны: сохранение естественных местообитаний, системные наблюдения за состоянием природных популяций, интродукция вида в условия ботанических садов с углубленным изучением биологии и, в частности, причин низкой плодовитости (при семенном размножении) и ограниченного распространения; включение в ассортимент декоративных растений и селекционной работы для цели озеленения, восстановление численности природных популяций путем реинтродукции.

Заключение

Надежным способом охраны и изучения редкого сибирского растения *Iris ludwigii* является интродукция его в условия ботанического сада (г. Новосибирск), где этот вид можно успешно выращивать семенным (рассадным) способом и вегетативным — искусственным делением корневищ. Лимитирующими факторами формирования семян *Iris ludwigii* в культуре являются низкие температуры и высокая влажность воздуха в период бутонизации и цветения растений (третья декада мая и первые 2 декады июня). Для прорастания семян необходимы отсутствие света и высокие положительные температуры (20—25 °С), период до прорастания около 26 дней. Проросткам свойственно быстрое развитие как надземной, так и подземной сферы и быстрое укоренение, префлоральный период 5—6 лет. Характерными особенностями *Iris ludwigii* являются низкая семенная продуктивность и высокая степень вегетативного размножения как в природе, так и в культуре.

Интродуцированные растения по сравнению с растениями природной популяции, имеют бóльшую длину и ширину листьев, более крупные цветки, бóльшую массу семян и более низкую семенную продуктивность. По ритму развития *Iris ludwigii* — длительно вегетирующее, летне-зимнезеленое растение с раннелетним типом цветения, быстроцветущее, с 2—3 волнами цветения, продолжительным периодом созревания семян (до 89 дней), с периодичным плодоношением, обусловленным несоответствием погодных условий требованиям вида. Вид высокодекоративен, морозо-, зимоустойчив, перспективен для интродукции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Доронькин В. М. *Iris ludwigii* Maxim. (*Iridaceae*) — новый вид для флоры Сибири // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 10. С. 1416—1418.

Доронькин В. М. О некоторых биологических особенностях *Iris ludwigii* Maxim. (*Iridaceae*) в природе // Особо охраняемые территории Алтайского края, тактика сохранения видового разнообразия и генофонда: Матер. региональной конф. Барнаул, 1995. С. 75—79.

Доронькин В. М. Касатик (ирис) Людвига // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 256 с.

Доронькин В. М. Людвигоирисово-типчаковые (Caragana frutex – Iris ludwigii + Festuca valesiaca) каменистые степи // Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск, 1996. С. 38—39.

Дюрягина Г. П. К методике интродукции редких и исчезающих растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 679—687.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах // Бюл. ГБС. М., 1979. Вып. 133. С. 3—8.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. М.; Л., 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7—204.

Родионенко Г. И. Род ирис (Вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики). М.; Л., 1961. 216 с.

Семенова Г. П. Интродукция и охрана редких и исчезающих видов флоры Сибири // Сибирский экологический журнал. 1997. Т. 4. № 1. С. 19—27.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 67—81.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1979. 217 с.

Федченко Б. А. Сем. Касатиковые — *Iridaceae* Juss. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 498—588.

Шашко Д. И. Агроклиматические ресурсы СССР. Л., 1985. 248 с.

SUMMARY

Biology and ecology of *Iris ludwigii* has been studied in nature and in Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk). *Iris ludwigii* is a West Siberian flora endemic, a perennial short-rhizomed dense tillered mesoxerophytic herb. It has a stable phenorhythm, low seed productivity, high vegetative reproduction degree, fast rooting, high vital power of seedlings and frost and winter hardiness. This species is potential for introduction.

УДК 581.821 : 582.734 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 9. *ROSOIDEAE*: *SANGUISORBEAE* (=*POTERIEAE*) — *SANGUISORBIINAE*

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 9. *ROSOIDEAE*: *SANGUISORBEAE* (=*POTERIEAE*) — *SANGUISORBIINAE*

Lomonosov Moscow State University
119899 Moscow, Vorobyevy Gory
E-mail: timonin@herba msu.ru

Received 01.03.2000

The subtribe is fairly variable in the structure of both cortex and secondary phloem. No segregates can be recognized, however, on the base of distribution of their characters. Moreover, character distribution mostly evidences the unity of the taxon which is confirmed by the first phellogen that invariably develops in the outer

phloem (except for its pericyclic origin in *Poterium*). *Poterium* contrasts with other rosaceous herbs in having marked hard phloem in its rhizome. The rhizome architecture bears *Sarcopoterium* closer to *Sanguisorba* than to *Poterium*. Thereof, *Poterium* should always be considered a genus separate from *Sanguisorba* when *Sarcopoterium* is held of generic rank. Seemingly arrested metadermis is revealed in annual stems and inflorescence principal axes of *Sarcopoterium*.

Key words: cortex, phloem, metadermis, *Rosaceae*, *Sanguisorbeae*, *Poterieae*, taxonomy.

Sanguisorbeae (=*Poterieae*) as recognized by W. O. Focko (1894) was one of the largest and most habitually diverse tribes among rosoid ones. Its composition has been surprisingly stable, however, in striking contrast to other tribes of the subfamily. A. L. Takhtajan (1987) extended the Focko's tribe by including genus *Potaninia* though the tribe is rather worth being restricted due to enormous diversity of its members. Then, the tribe seems to have become much more natural after removing both *Potaninia* and *Alchemilla* with its former segregates (Schulze-Menz, 1964; Kalkman, 1988; Hegi, 1995; Takhtajan, 1997). About 15 genera remained are considered a unit (Schulze-Menz, 1964; Kalkman, 1988; Takhtajan, 1997) or they are arranged into two subtribes *Agrimoniinae* and *Sanguisorbiinae*, respectively (Hegi, 1995).

We believe that cortex and phloem anatomy could promote solving current controversies about taxonomic structure of the tribe and enlighten its affinity. Only members of the typical subtribe are a subject of the article.

Materials and methods

Whole plants of *Sanguisorba officinalis* L. grown in the Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University (MSU) were used for our investigation. Plants of *Poterium sanguisorba* L. were sampled by Д. Д. Соколов in their habitats in the vicinity of Gurzuf, The Crimea, Ukraine. All samples were fixed with 70 % (v/v) ethanol.

We had also at hand samples of voucher specimens from the Herbaria of (A) MSU (MW): *Acaena novae-zelandiae* T. Kirk. («Plants perennial, evergreen, mat-forming, 15—20 cm tall in fruit. Stem prostrate and rooting. Grown at Department of Floriculture & Ornamental Horticulture Test Gardens, Cornell University, Ithaca, New York. July 1978. J. Stites», only annual shoots) and *Sarcopoterium spinosum* (Linn.) Spach («Flora Exsiccata Austro-Hungarica», above-ground branches); (B) Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciencies, Moscow (MHA): *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl («Tierra del Fuego: Estancia Viamonte; Kaitusk duck pond. On sand and small stones. Forming beds 1—2 ft. in diam. R. N. Goodall. 962. 7th Nov. 1967»), *A. poeppigiana* C. Gay («Tierra del Fuego: Rio Grande; Tennessee Oil Company. Stony flat between machine depart. and sea. Both sides of airfield. Sea level — 150 ft. Middle zone of beach. R. N. Goodall. 506. Jan. 11th 1967» as «*Acaena sericea* Jacq. f.», only 3-ennial branch), *Margyricarpum pinnatus* Kuntze («Provincia Tucumán, Dep. Burruyam. Localidad: pie de Nogalito: Qu de las Asperezas, Altitud 1620 m. Fecha: 24.3.1961. Observaciones: camufito. Estacions suincas gerba de la perdiz. F. Vervoorst. 6779»), *Polylepis australis* Bitter («Tucumán, Chicligasta, Lag. del Tesoro hacia Rio Cochuna, 1820 m. s. n. m. 18 IX 1973, arboles hasta 8 m, 0.40 diametro: forma peq., grupos en el bosque de aliso. F. Vervoorst. N 8871»), *Sarcopoterium spinosum* («Negev. env. of Wadi Snek. Zohary & Orshan. 8.8.1949», rhizome), and *Tetraglochin* sp. («Provincia Catamarca, Dep. Belén. Localidad: pie de la cuesta de Nacimientos de San Antonis. Altitud 2900 m. Fecha: 21.2.1974. Observaciones: arbusto que crece entre rocas, suelo arenosa. P. R. Legname y F. Vervoorst. 85»), and (C) Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciencies, St. Petersburg (LE) (1—2-ennial branches): *Cliffortia falcata* L. fil., *C. grandifolia* Eckl. et Zeyh., and *C. ilicifolia* L.

All the samples were softened with ethanol-water-glycerol (1 : 1 : 1) medium at 37 °C for 15 days before treatment. Both fixed and softened samples were similarly processed as follows. Transverse, tangential, and radial sections were made with hand razor, treated with phloroglucinol-hydrochloric acid or 5 % alcoholic iodine and embedded in glycerol for light microscopy. All the measurements were taken directly from the slides with a calibrated ocular micrometer. Line drawings were done with camera lucida.

Results

Acaena magellanica, A. novae-zelandiae, A. poeppigiana

Dwarf ever-green shrubs, cushion (*A. magellanica* and *A. poeppigiana*) or cushion creeper (*A. novae-zelandiae*).

A n n u a l s t e m (fig. 1, *A*) is protected with glabrous thin-walled epidermis covered with thin cuticle. Homogeneous parenchyma is a bulk of the cortex. Its innermost cell layer consists of thin-walled cells (fig. 1, *C*) whose radial walls are lignified. The layer is discontinuous in *A. novae-zelandiae*. The phloem zone is ca. 0.02 mm thick (up to 0.03 mm in the thickest stem of *A. magellanica*) and consists of soft elements. Its outermost cells produce phellogen (fig. 1, *C*) which develops 1-layered phelloderm and few-layered phellem of homogeneous, colourless, slightly flattened cells. The cortex usually is shed off already in annual stems after forming the periderm. The clustered sieve tubes are scattered among much larger parenchyma cells; they are obliterated in the outer phloem (fig. 1, *C*). The sieve tube members 5 to 6 μm in diameter and about 60 μm in length bear simple sieve plates with fairly large sieve pores. We have failed to detect rays in studied samples.

P e r e n n i a l (3-years-old) b r a n c h has no cortex (fig. 1, *F*). Its protective phellem is 2-zonate in *A. magellanica*. The outer zone consists of several layers of highly flattened brown cells; the inner one is composed of few-layered less flattened colourless cells. Alternate 1- to few-celled thick rings of brown and colourless cells constitute the stratified phellem in *A. poeppigiana*. The phelloderm is invariably 1-layered in both species.

The phloem zone of soft elements (fig. 1, *D*) is 0.15—0.16 mm thick in *A. magellanica* and about 0.10 mm thick in *A. poeppigiana*, the conducting phloem ca. 0.10 mm thick in the former and 0.04 mm thick in the latter. The sieve tube members 6—8 × 65—80 μm have simple sieve plates with fairly large sieve pores (fig. 1, *B, E*). The sieve tubes obliterate in the non-conducting zone. The homogeneous axial parenchyma of thin-walled cells (fig. 1, *B, E*) diffusely dilates in non-conducting zone of the phloem.

The rays are heterogeneous (fig. 1, *B*). Uniseriate 2—8 cell high and 2—3-seriate 0.14—0.60 mm high secondary rays (fig. 1, *E*) clearly differ from ~0.30 × 0.60—0.70 mm primary ones in *A. magellanica*. The primary and secondary rays are indistinguishable in *A. poeppigiana*: uniseriate rays (1)2—5 cells high, 2—3-seriate rays 0.12—0.20 mm high.

Cliffortia falcata, *C. grandifolia*, *C. ilicifolia*

Evergreen fynbush shrubs.

B r a n c h e s at our hands have no annual rings in their xylem but are too thick to be unequivocally considered annual. They were perhaps collected at the very end of their first growing season or at the very beginning of the next one. Desiccation of the voucher samples made their external tissues highly fragile and easily decaying by treatment. Nevertheless, we have found out a tiny fragment of internal cortex in the stem of *C. falcata* (fig. 2, *A*; 3, *A*). The slide shows deeply destroyed cortical parenchyma (fig. 3, *A*) without any hint of differentiated endodermis. Clusters of the protophloem fibres are situated inside the cortex (fig. 2, *A*); the primary ray cells are sclerified (fig. 3, *A*) especially when being in between the nearest clusters (fig. 2, *A*). Long tangential bands of sclerified tissue is typical of the sample (fig. 2, *A*). It mostly consists of the secondary phloem fibre masses connected with sclerefied parenchyma of the rays (fig. 2, *A*; 3, *A*); some sclereids adjoin the fibre masses from the outside (fig. 3, *C*) or are scattered in the masses. Few sclereids contain several small calcium oxalate crystals of irregular form (fig. 3, *C*). The characteristic of the soft tissue in between the sclerenchyma bands and protophloem fibre clusters are radial cell fiels, deformed and completely destroyed here and there in the sample (fig. 3, *A*). The periderm develops in the tissue just outside the sclerenchyma band (fig. 2, *A*; 3, *A*).

Other branches are protected with periderm (fig. 2, *B, E, G*) of which only 2—5 cell layers (including seemingly 1-layered phelloderm and phellogen) have remained in studied samples (fig. 3, *C*). When more completely preserved, the phellem shows to be stratified of alternate 1 to a few cells thick zones of colourless unflattened and brown tangentially flattened cells, respectively (fig. 2, *C*).

The phloem ring varies from 0.04 mm (*C. falcata*) to 0.08—0.17 mm (*C. grandifolia*) to 0.45—0.50 mm (*C. ilicifolia*) in thickness of which about a half is conducting. Whole

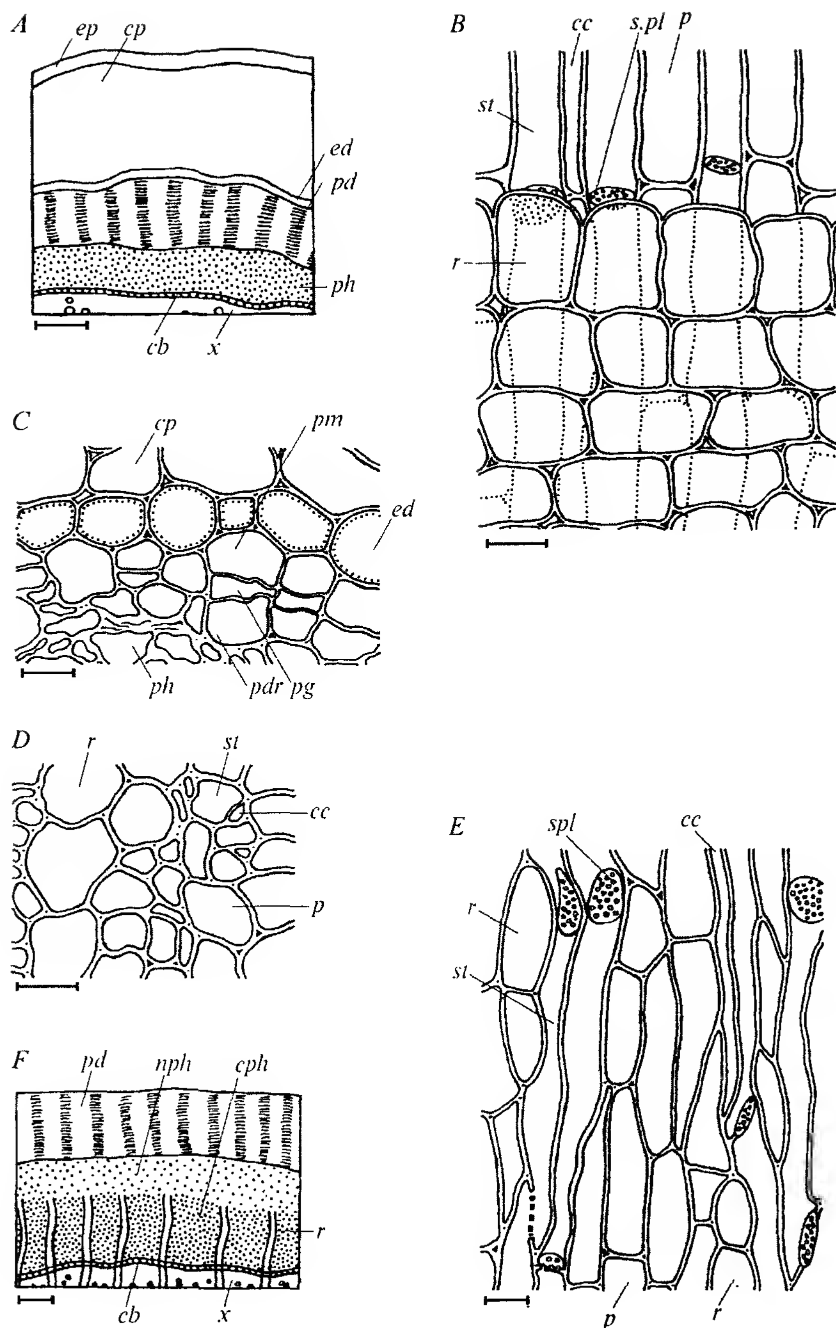


Fig. 1. Stem and phloem anatomy in *Acaena magellanica*.

A, *C* — annual stem; *B*, *D—F* — 3-ennial branch. *A* — scheme of the stem, transverse section; *B* — secondary phloem, radial section; *C* — the first phellogen origin, transverse section; *D* — secondary phloem, transverse section; *E* — secondary phloem, tangential section; *F* — scheme of the branch, transverse section. *cb* — cambium; *cc* — companion cell; *cp* — cortical parenchyma; *cph* — conducting phloem; *ed* — endodermis; *ep* — epidermis; *nph* — non-conducting phloem; *p* — axial phloem parenchyma; *pd* — periderm; *pdr* — phelloderm; *pg* — phellogen; *ph* — phloem; *pm* — phellem; *r* — ray; *spl* — sieve plate; *st* — sieve tube; *x* — xylem. Bar: *A*, *F* — 0.1 mm; *B—E* — 0.01 mm.

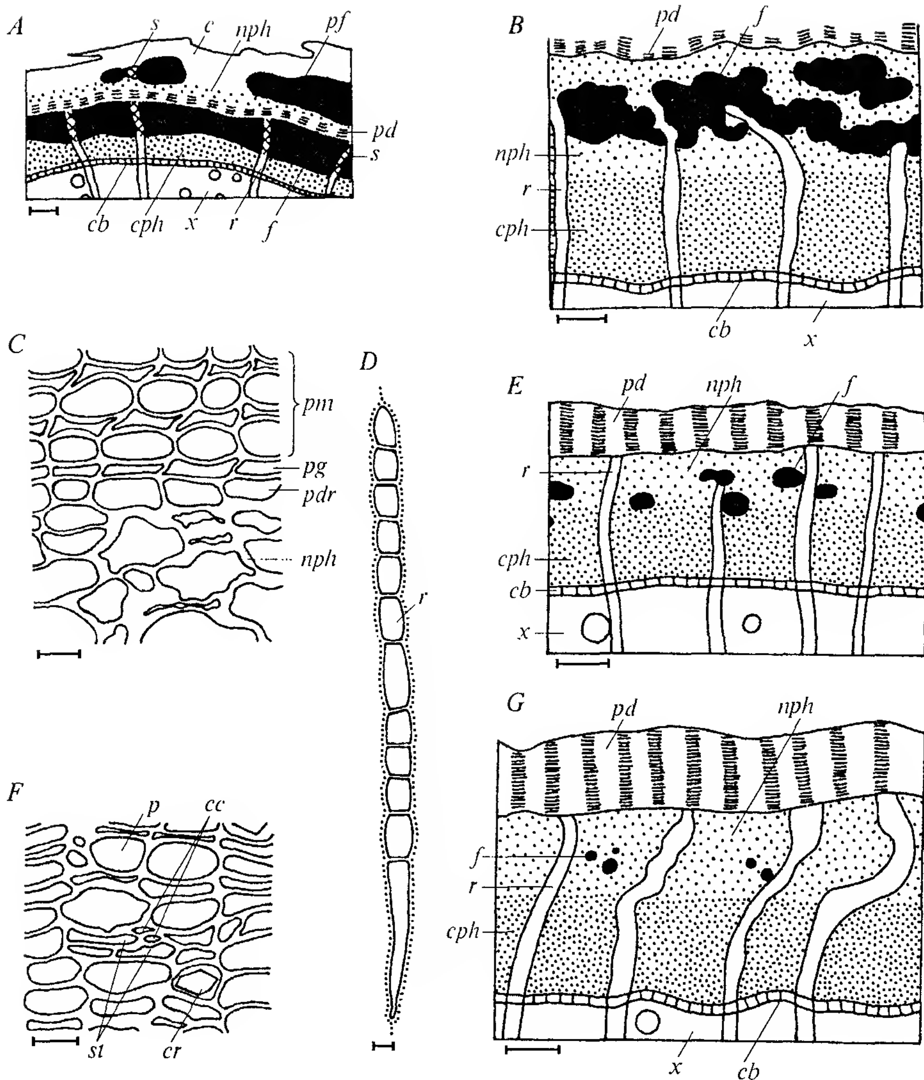


Fig. 2. Stem and phloem anatomy in *Cliffortia* species.

A—C, E—G — transverse sections; *D* — tangential section. *A* — scheme of the branch of *C. falcata*; *B, E* — scheme of the branch of *C. ilicifolia*; *C* — inner periderm and outer non-conducting phloem in *C. grandifolia*; *D* — semi-heterogeneous ray in *C. ilicifolia*; *F* — conducting phloem in *C. grandifolia*; *G* — scheme of the branch of *C. grandifolia*. *c* — cortex remnant; *cr* — crystal; *f* — secondary phloem fibres; *pf* — protophloem fibres; *s* — sclereids; see fig. 1 legend for other explanations. Bar: *A, B, E, G* — 0.1 mm; *C, D, F* — 0.01 mm.

phloem consists of soft constituents in thinner branch of *C. grandifolia*; stereom elements are present in non-conducting zone in thicker branch of *C. grandifolia* as well as in other species.

Distinct radial files of cells are typical of conducting phloem zone (fig. 2, *F*; 3, *B*). The sieve tubes are usually highly tangentially flattened (fig. 2, *F*; 3, *B*): ~2 × 5 μm in *C. falcata*, 2—4 × 15—20 μm in *C. grandifolia*, and about 6 × 20 μm in *C. ilicifolia* in cross sections, respectively. The sieve tube members vary from 120 to 160 μm in length, the shortest ones being in *C. falcata*, the longest in *C. ilicifolia*. The sieve plates are nearly all compound of 2—3(4) sieve areas (fig. 3, *E*), but simple ones do exceptionally occur in *C. ilicifolia*. The sieve tube are highly obliterated in non-conducting zone. The axial

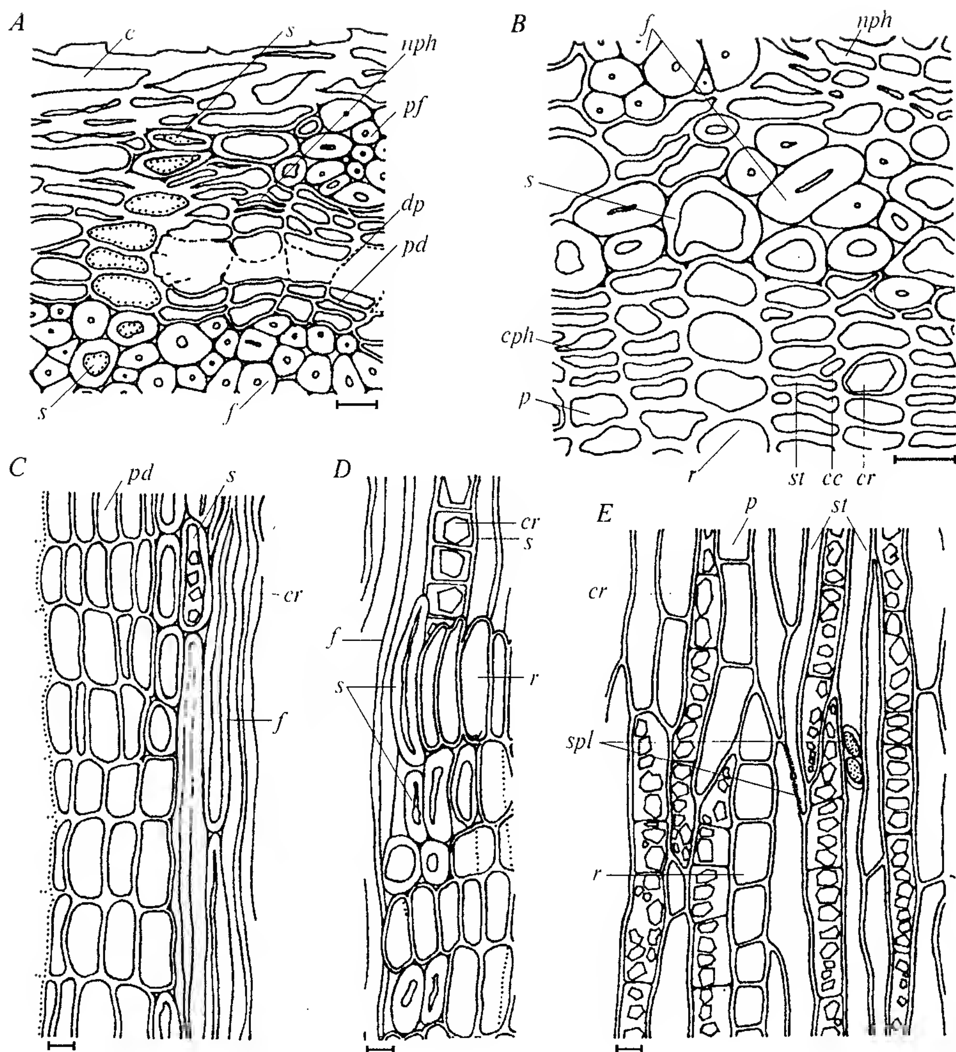


Fig. 3. Phloem anatomy in *Cliffortia* species.

A — inner cortex and non-conducting phloem in *C. falcata*, transverse section; *B* — border between conducting and non-conducting phloems in *C. ilicifolia*, transverse section; *C* — inner periderm and outer non-conducting phloem in *C. falcata*, radial section; *D* — semi-heterogeneous ray in *C. ilicifolia*, radial section; *E* — conducting phloem in *C. ilicifolia*, tangential section. *dp* — completely destroyed phloem; see figs. 1, 2 legends for other explanations. Bar: 0.01 mm.

phloem parenchyma is mostly differentiated into crystalliferous cells (the most numerous in *C. ilicifolia*) and those with brown contents; some parenchyma cells contain neither crystals nor brown matter. The parenchyma cells of different types are intermixed in no one longitudinal file. Crystalliferous cells contain irregular prisms or irregular druses of calcium oxalate. The brown matter containing and empty parenchymas are diffusely dilated in outer non-conducting zone in both *C. grandifolia* and *C. ilicifolia*.

The hard phloem is variously developed in investigated species. It is the most progressed to long tangential bands of secondary phloem fibres with adjoining and embedded sclereids in *C. falcata* (fig. 2, *A*) and arrested in *C. grandifolia* where scant few-clustered fibres are widely dispersed in the zone (fig. 2, *G*). *C. ilicifolia* is intermediate between the two for solitary and few-clustered fibres and rarely sclereids are formed in its thicker branch (fig. 2, *E*) and irregular bands are present in thinner one (fig. 2, *B*;

3, *B*). The hard phloem constituents mark border between conducting and non-conducting zones of the secondary phloem in *C. falcata* and are usually outer of the border in others. Some sclereids by the fibres contain 1 or several irregular crystals or druses of calcium oxalate (fig. 3, *C, D*).

The rays are uniseriate (fig. 2, *D*; 3, *E*) 3—17 cells high, straight in the conducting zone and more or less undulate or curved in non-conducting one (fig. 2, *B, G*). Most ray cells contain brown matter; some cells harden where the ray transsects mass of hard phloem (fig. 3, *A, B, D*). A few ray cells have irregular crystal/druse of calcium oxalate. The rays are either homogeneous of fairly upright cells or semi-heterogeneous whose edge cells are 1.2—2 times as high as other ray cells (fig. 3, *D*). Such especially upright cells are strikingly at only one edge of the ray (fig. 2, *D*).

Margyricarpum pinnatus

Low evergreen shrub.

Annual stem is unevenly pubescent with unicellular undulate thick-walled lignified trichomes. The epidermis has thickened outer cell walls covered with rather thin cuticle. One- to three-layered angular-lamellar collenchyma underlies the epidermis (fig. 4, *A*). Cells of varying sizes bulk the inner cortex where scattered cells with irregular calcium oxalate crystal or druse are present. The innermost cortical layer does not differ from other cortical parenchyma (fig. 4, *A, C*). Small strands of protophloem fibres (fig. 4, *A, C*) accompany median leaf traces entering the stele and gradually disappear downward the stem.

Other phloem only consists of soft elements. The sieve tubes are 10—15 μm in diam. and obliterated in the outer phloem (fig. 4, *C*). The axial phloem parenchyma is homogeneous, its outer cells (fig. 4, *C*) generate the first phellogen which produces 1-layered phelloderm and stratified phellem where every layer of unflattened colourless cells alternates with 1—2(3) layers of highly flattened brown ones (fig. 4, *B*).

The rays are hardly visible in examined slides.

Perennial (4—5 years old) branch (fig. 4, *E*). Thick periderm as that in annual stems protects the perennial branch. The phellem gradually splits through the layers of unflattened colourless cells.

The phloem up to 0.13 mm thick (conducting one 0.06 to 0.07 mm thick) only consists of soft components. Radial files of cells (fig. 4, *G*) are characteristic of conducting zone. The sieve tube members 7—8 × 60—70 μm have sieve plates with 1—3 sieve areas (fig. 4, *D, F*) and fairly large sieve pores. Axial parenchyma is differentiated into storage and crystalliferous parts. Shorter crystalliferous cells contain irregular prisms of calcium oxalate (fig. 4, *D*). The sieve tubes obliterate and axial parenchyma diffusely dilates in non-conducting zone.

The rays are nearly homogeneous (fig. 4, *D*); uniseriate 1—4 cells high; 2—4-seriate 0.21—0.36 mm high. Some ray cells contain irregular crystal prisms (fig. 4, *F*).

Polylepis australis

Evergreen tree about 10 m tall with leaves crowned at branch top.

Annual stem is densely pubescent with unicellular subulate thick-walled lignified trichomes (fig. 5, *A*). Protective epidermal cells have thickened outer walls and are covered with thin cuticle. Zones of colourless parenchyma cells alternate with those of cells containig tannic acid in the cortex (fig. 5, *A*). Its 1 to 3 subepidermal cell layers could be considered underdeveloped collenchyma. The periderm underlies the cortical parenchyma (fig. 5, *A*). Stratified phellem consists of few cells thick alternate zones of brown flattened cells and colourless unflattened ones. The phelloderm is 1-layered.

The phloem of soft components is up to 0.12 mm thick in the distal rosette part of the shoot and only ca. 0.05 mm thick below the rosette. Inner about 0.02 mm thick phloem constitutes the conducting zone in the rosette part of the shoot (fig. 5, *A*). Conducting and

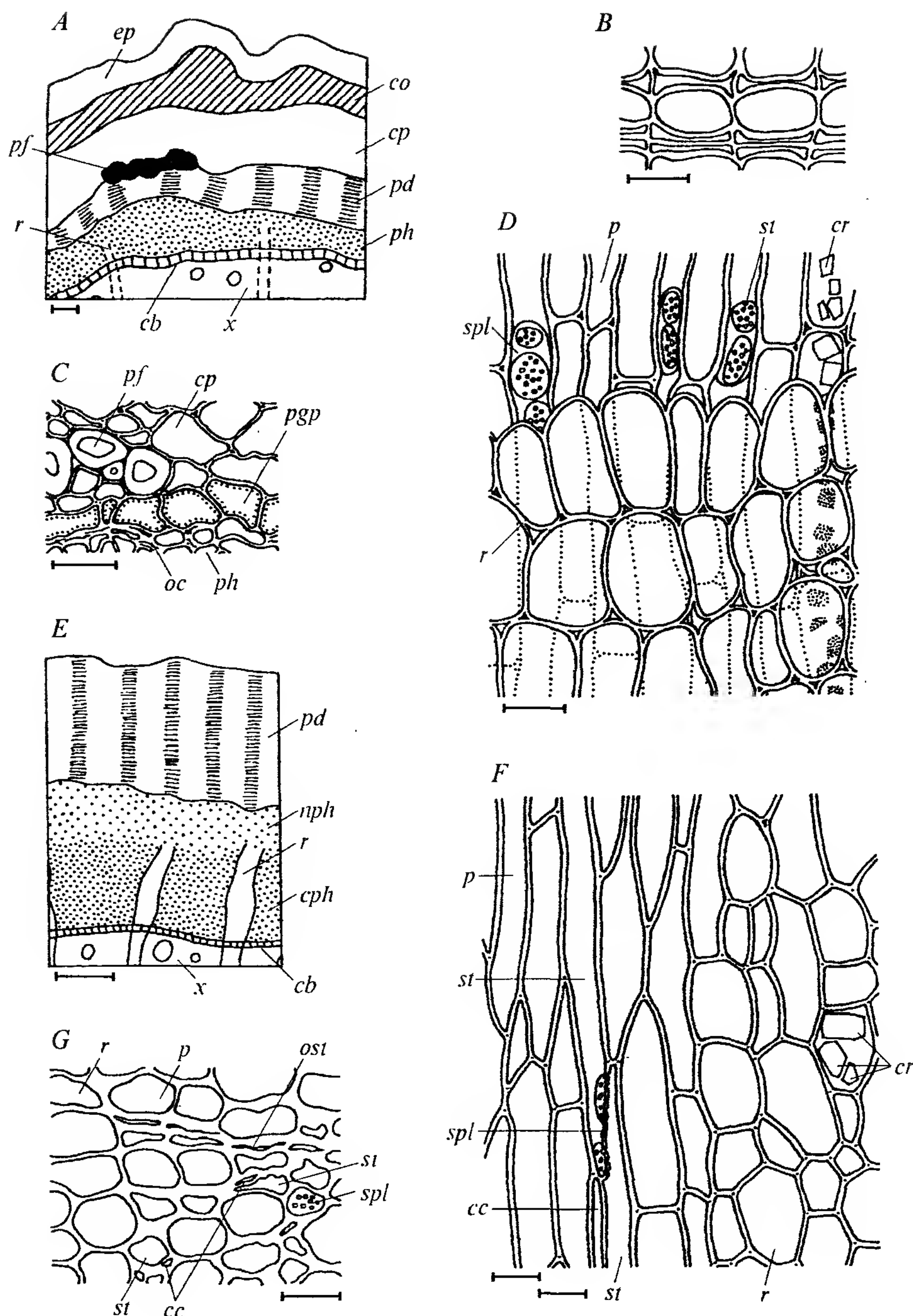


Fig. 4. Stem and phloem anatomy in *Margyricarpum pinnatus*.

A—C — annual stem; *D—G* — perennial branch. *A* — scheme of the stem, transverse section; *B* — phellem, transverse section; *C* — phellogen generating layer of the phloem, transverse section; *D* — secondary phloem, radial section; *E* — scheme of the branch, transverse section; *F* — secondary phloem, tangential section; *G* — secondary phloem, transverse section. *co* — collenchyma; *cr* — crystal; *oc* — obliterated phloem cells; *ost* — obliterated sieve tube; *pgp* — precusor of the first phellogen; see figs. 1—3 legends for other explanations. Bar: *A—D, F, G* — 0.01 mm; *E* — 0.1 mm.

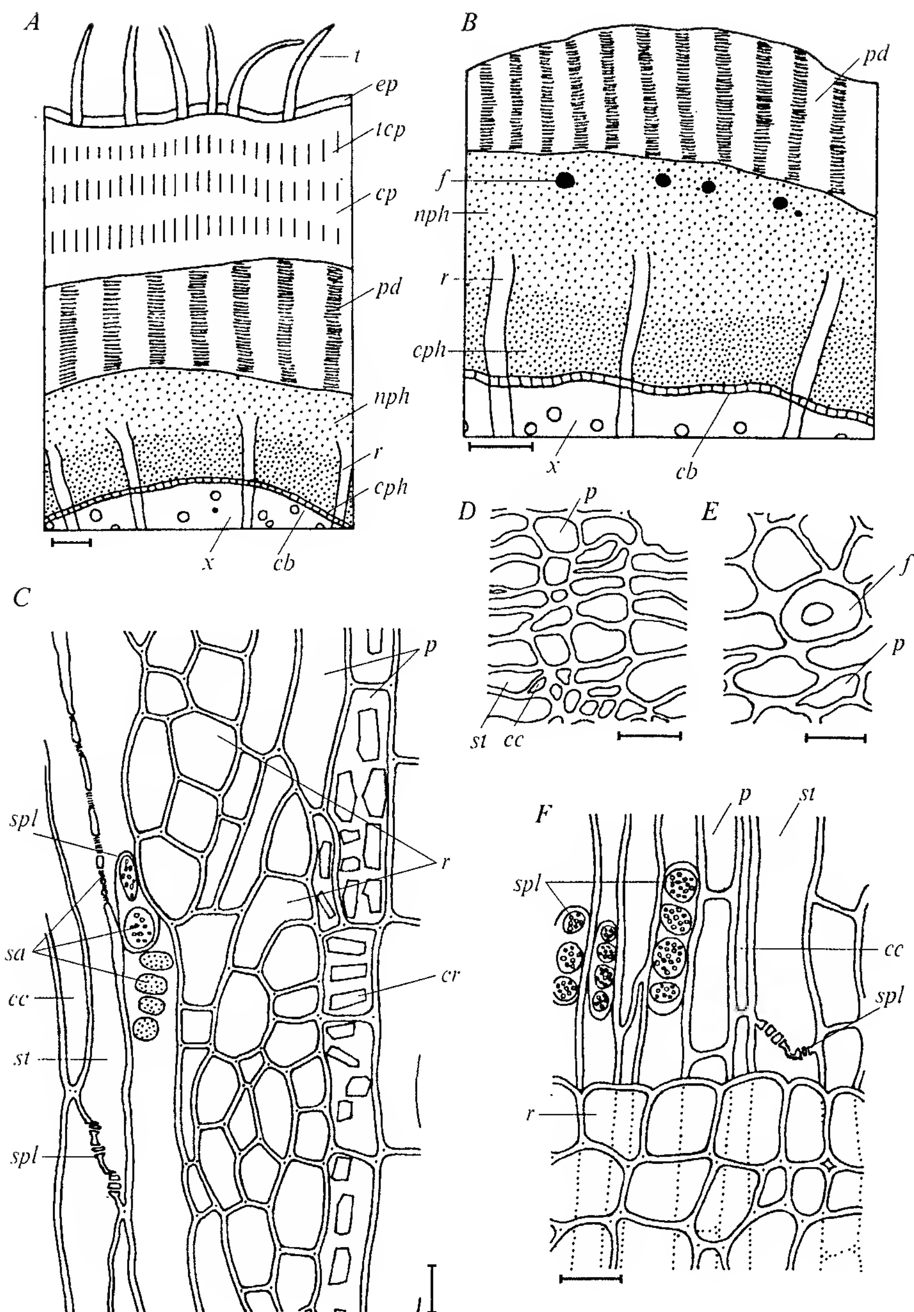


Fig. 5. Stem and phloem anatomy in *Polylepis australis*.

A — annual stem; *B*—*F* — perennial branch. *A* — scheme of the stem, transverse section; *B* — scheme of the branch, transverse section; *C* — secondary phloem, tangential section; *D* — conducting secondary phloem, transverse section; *E* — non-conducting secondary phloem, transverse section; *F* — secondary phloem, radial section. *sa* — sieve area; *t* — trichome; *tcp* — tannic acid bearing parenchyma; see figs. 1—4 legends for other explanations. Bar: *A*, *B* — 0.1 mm; *C*—*F* — 0.01 mm.

non-conducting zones are indistinguishable in elongated basal part of the shoot. Distinctive radial files of cells are charateristic of the conducting phloem. The sieve tubes are nearly 3 μm in diameter in the conducting phloem and mostly obliterated in non-conducting one.

We have failed to reveal rays in elongated basal part of stem due to poor preservation of the examined material. Both primary and secondary rays are detected in the rosette part (fig. 5, *A*). The former are evident, up to 0.20 mm wide; the latter are hardly discernible, 1(2)-seriate.

Perennial (3-ennial) branch is protected with the periderm (fig. 5, *B*) whose stratified phellem fissures through the layers of brown flattened cells.

The soft phloem is about 0.14 mm in thickness, the conducting zone is ca. 0.04 mm thick. The distinctive radial files of phloem cells (fig. 5, *D*) stretch for inner 2/3 of the phloem ring. Fairly irregular position of cells is typical of the outermost non-conducting phloem (fig. 5, *E*). The cells are tangentially flattened that can be a consequence of long desiccating of the voucher sample. The sieve tube members ~ 2 × 7 × 70 μm have compound sieve plates of 2—5 sieve areas (fig. 5, *C, F*); rather large sieve areas occupy here and there the longitudinal walls of the members (fig. 5, *C*). The axial phloem parenchyma slightly proliferates and differentiates into starch-storing and crystalliferous tissues (fig. 5, *C*) in the non-conducting zone. Irregular prisms of calcium oxalate fill the cells of the latter. Few secondary phloem fibres are singly scattered in the phloem nearby the periderm (fig. 5, *B, E*). They have thick lignified walls and are surrounded by lignified axial parenchyma.

The axial parenchyma cells between conducting and non-conducting zones are larger and might generate the second phellogen in time.

The primary and secondary rays are indistinguishable from each other in the phloem. The rays homogeneous or indistinctively heterogeneous (fig. 5, *F*), 1-seriate 3—10 cells high, 2—3-seriate (fig. 5, *C*) 0.6—1.0 mm in height; the latter tend to be aggregated.

Poterium sanguisorba

Thick-rhizomed rosette herb with erect aerial shoots.

Aerial shoot nearly glabrous at the top (fig. 6, *B*), pubescent with uniseriate trichomes and stalked glands downward. The epidermis has thick cell walls, outer ones the thickest and vaulted, and bears unexpectedly thick cuticle (fig. 6, *A, D*). There are multilayered angular collenchyma at stem ribs (fig. 6, *B—D*) and fewer-layered lamellar one in between (fig. 6, *B, C*). The former develops distinctive secondary walls (often lignified) (fig. 6, *A*) in the basalmost part of the stem. The lamellar collenchyma is underlayed by chlorenchyma, 4- to 5-layered in the top part of stem to discontinuous 2- to 3-layered downward. Parenchyma of 1—2 at the stem top to 4—5 at its base cell layers occupies the inner cortex (fig. 6, *A—D*). Brownish endodermis is quite visible downward the stem but lacking in its top (comp. fig. 6, *B* and *C—D*).

Clusters of the protophloem fibres arm the phloem of collateral eustelic bundles. Extracambial parts of primary rays sclerify downwards the stem to unite the protophloem fibre clusters into continuous hard mass (fig. 6, *C*).

Soft phloem 0.5—0.6 mm thick; sieve tube members about 60 μm long and 7 to 8 μm in diameter; sieve plates simple; companion cells hardly visible. Axial parenchyma homogeneous.

Rhizome. Epidermis encircles 0.45—0.50 mm thick cortex in young rhizome. The cortex is mostly parenchymal (fig. 6, *E*) but clusters of angular collenchyma cells with secondary walls do develop here and there inside the epidermis. Distinguished endodermis of brown-walled cells with brown contents is typical of the rhizome. The rhizome sharply contrasts with the aerial shoot in having 1- to 2-layered nearly continuous parenchymal pericycle. The first phellogen is formed by the pericycle (fig. 6, *F*) and by endodermis where the pericycle discontinues. It produces up to 20 layers of uniform tangentially flattened cells of phellem, the middle filled with brown contents in perennial rhizome. Died fissured cortex retains outside the periderm in perennial rhizomes (fig. 6, *G*).

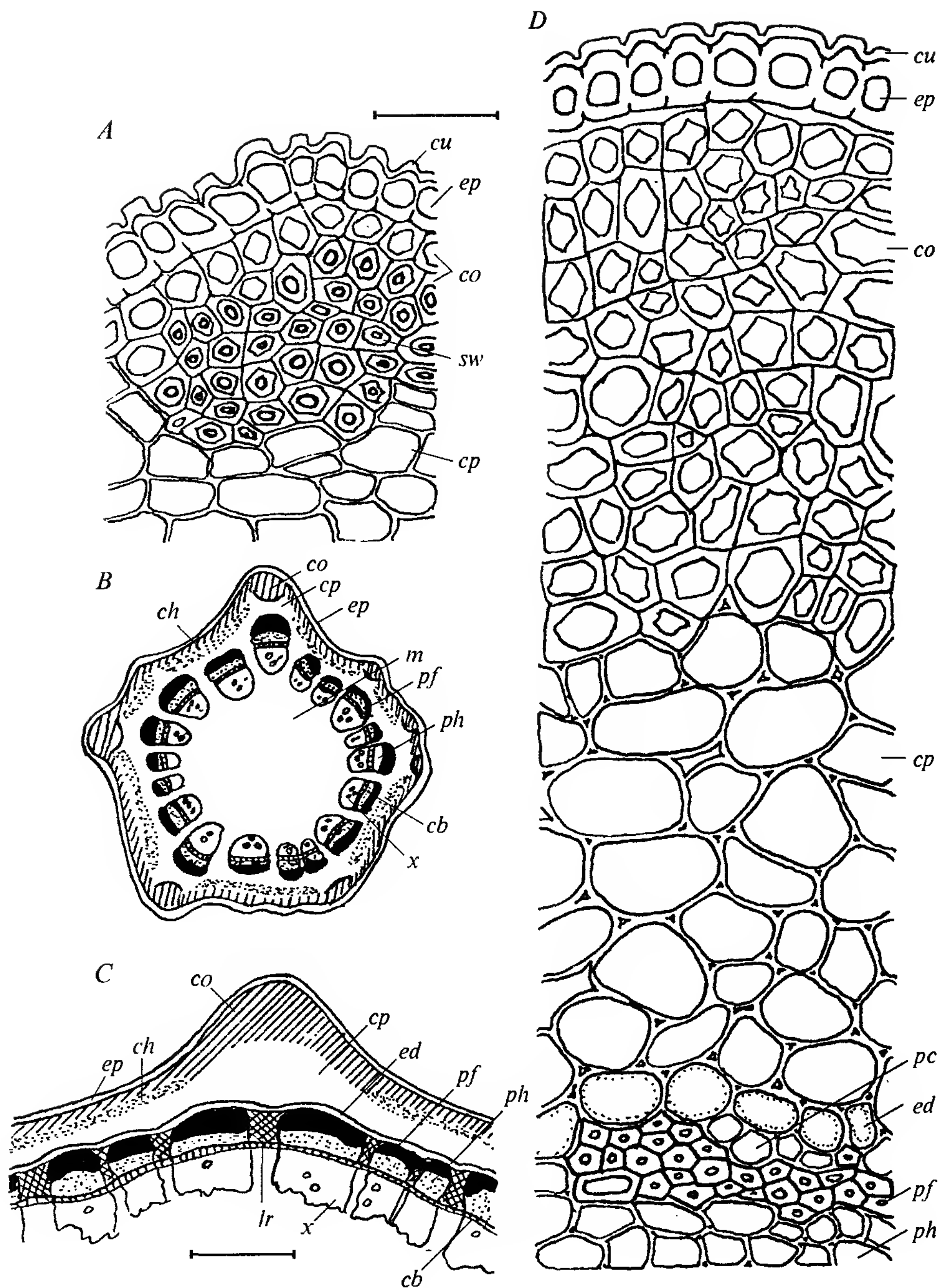


Fig. 6. Shoot and rhizome anatomy in *Poterium sanguisorba*.

A — shoot collenchyma, transverse section; *B* — scheme of top part of the shoot, transverse section; *C* — scheme of the shoot base, transverse section; *D* — cortex in the shoot base, transverse section; *E* — young rhizome, transverse section; *F* — developing periderm in the rhizome, transverse section; *G* — aged rhizome, transverse section; *H* — secondary phloem in rhizome, radial section. *ch* — chlorenchyma; *cu* — cuticle; *lr* — lignified ray; *m* — medulla; *pc* — pericycle; *rl* — rexigeneous lacuna; *sw* — secondary wall; see figs. 1—5 legends for other explanations. Bar: *A, D, F, H* — 0.05 mm; *B, C, E, G* — 0.4 mm.

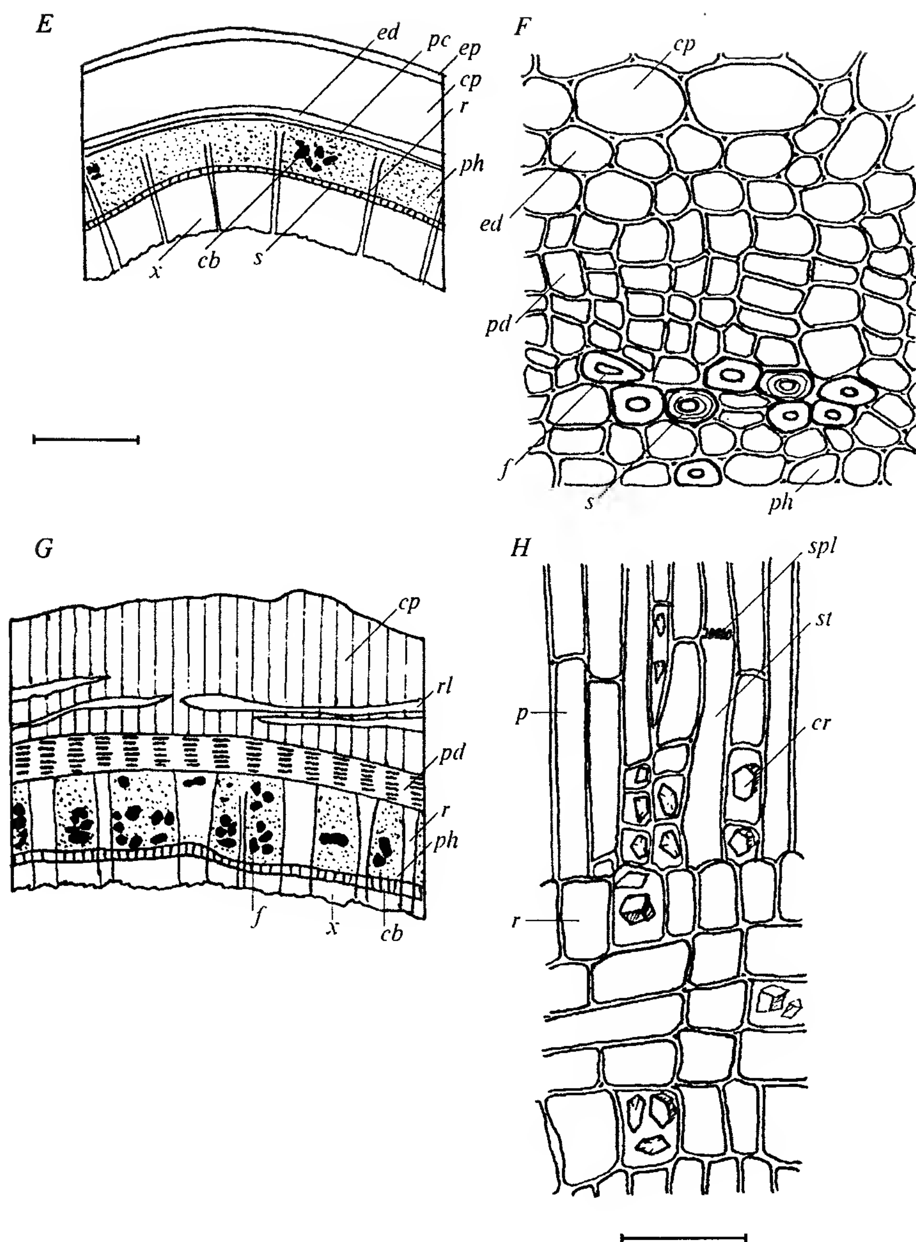


Fig. 6 (*continuus*).

Soft constituents bulk the 0.3—1 mm thick phloem; scant fibres are small-clustered or solitary (fig. 6, *E*—*G*). Sieve tube members 7—8 × 50—60 µm; sieve plates simple (fig. 6, *H*). The axial parenchyma consists of starch-storing cells or of both starch- and crystal-bearing ones (fig. 6, *H*). Numerous crystal-bearing cells contain an irregular polyhedron of calcium oxalate per cell.

The rays are mostly uniseriate, but they proliferate up to multiseriate where branch traces and adventitious roots departure. The rays are heterogeneous (fig. 6, *H*) and consist of crystalliferous and starch-storing cells.

Dilatation principally diffuse.

Sanguisorba officinalis

Rosette herb with thick woody rhizome and tall erect shoots.

Shoot (fig. 7, *A*) is protected by ordinary epidermis whose outer cell walls are covered with fairly thick cuticle. Subepidermal collenchyma is 6- to 7-layered, angular in stem top and 4- to 5-layered lamellar downward; usually lignified in the stem base. Inner cortical parenchyma 4- to 5-layered. Endodermis consists of 1 layer of small cells (fig. 7, *B*).

Bulky sclerenchyma «caps» of eustelic bundles adjoin the endodermis (fig. 7, *A*). The «cap» is constituted by mass of protophloem fibres intervened by lignified axial parenchyma of the phloem (fig. 7, *A, B*). Other phloem is soft; its sieve tube members vary 100 to 200 µm in length and ca. 10 µm in diameter and associate each with few-celled strand of companion cells. Axial parenchyma is homogeneous of 4—7-celled strands.

10—12-seriate primary rays harden by the end of the growing season. A few secondary heterogeneous rays develop in the largest bundles.

Rhizome. We had at hand only perennial rhizome (fig. 7, *C*) protected with multilayered phellem of uniform tangentially flattened cells. We failed to detect the site and tissue where the first phellogen arose. There is about 0.3 mm thick zone of parenchyma inside the periderm. Additional cyclic periderms, perhaps, of reparative type develop in the zone. The parenchyma could equivocally be cortical or pericyclic one though we incline to consider it pericyclic on analogy of allied *Poterium sanguisorba* whose periderm delimits externally the stele.

Whole phloem 0.16—0.20 mm thick consists of soft constituents (fig. 7, *C*). Dilatation of numerous rays makes the axial phloem to look like narrow radial bands in transverse section of the rhizome. Composition of the rhizome's axial phloem is much the same as that in shoot.

The multiseriate rays are heterogeneous.

Sarcopoterium spinosum

Spiny evergreen shrub or undershrub with woody rhizome and inflorescence branches transformed into thorns.

Thorn pubescent of dense 1-seriate trichomes (fig. 8, *A*). Subepidermal 1(2)-layered collenchyma of angular-lamellar type discontinues under stomata. Inner 2- to 3-layered chlorenchyma adjoins the collenchyma (fig. 8, *A*). Parenchyma underlies the chlorenchyma. The innermost cortical layer is an endodermis mostly of thin-walled cells with lignified radial walls (fig. 8, *A, G*); some endodermal cells have evenly thickened lignified walls (fig. 8, *E*, arrow).

The collateral bundles of the eustele are completely embedded into the bulky sclerenchyma of primary rays' and pericyclic tissues (fig. 8, *A*). The ray sclerenchyma is hardly distinguishable from highly sclerified xylem parenchyma thus causing the phloem to look like small «islands» (fig. 8, *G*) embedded in the sclerenchymatous ring. The cambial activity must have been very ephemeral and left no trace in examined sample.

Inflorescence principal axis bears the same pubescence (fig. 8, *B*) as the thorn does. The subepidermal lamellar-angular collenchyma is more layered than that in the thorn. The chlorenchyma is absent in the axis, so ordinary cortical parenchyma adjoins the collenchyma (fig. 8, *B*). Discontinuous endodermis consists of only thin-walled cells with lignified radial walls (fig. 8, *B, F*); evenly thick-walled cells are lacking. Layers of larger colourless cells alternate with layers of smaller ones in stratified phellem of the periderm which marks the border between the cortex and the stele (fig. 8, *B, F*). A few solitary protophloem fibres are situated in between the endodermis and the phellem (fig. 8, *B, F*). There are tangentially flattened cells or short tangential files of much smaller cells here and there outside the phellem (fig. 8, *F*).

The axis is characterised by prominent cambial growth making complete rings of phloem and xylem in juxtaposition (fig. 8, *B*). Soft phloem ring about 0.02 mm thick

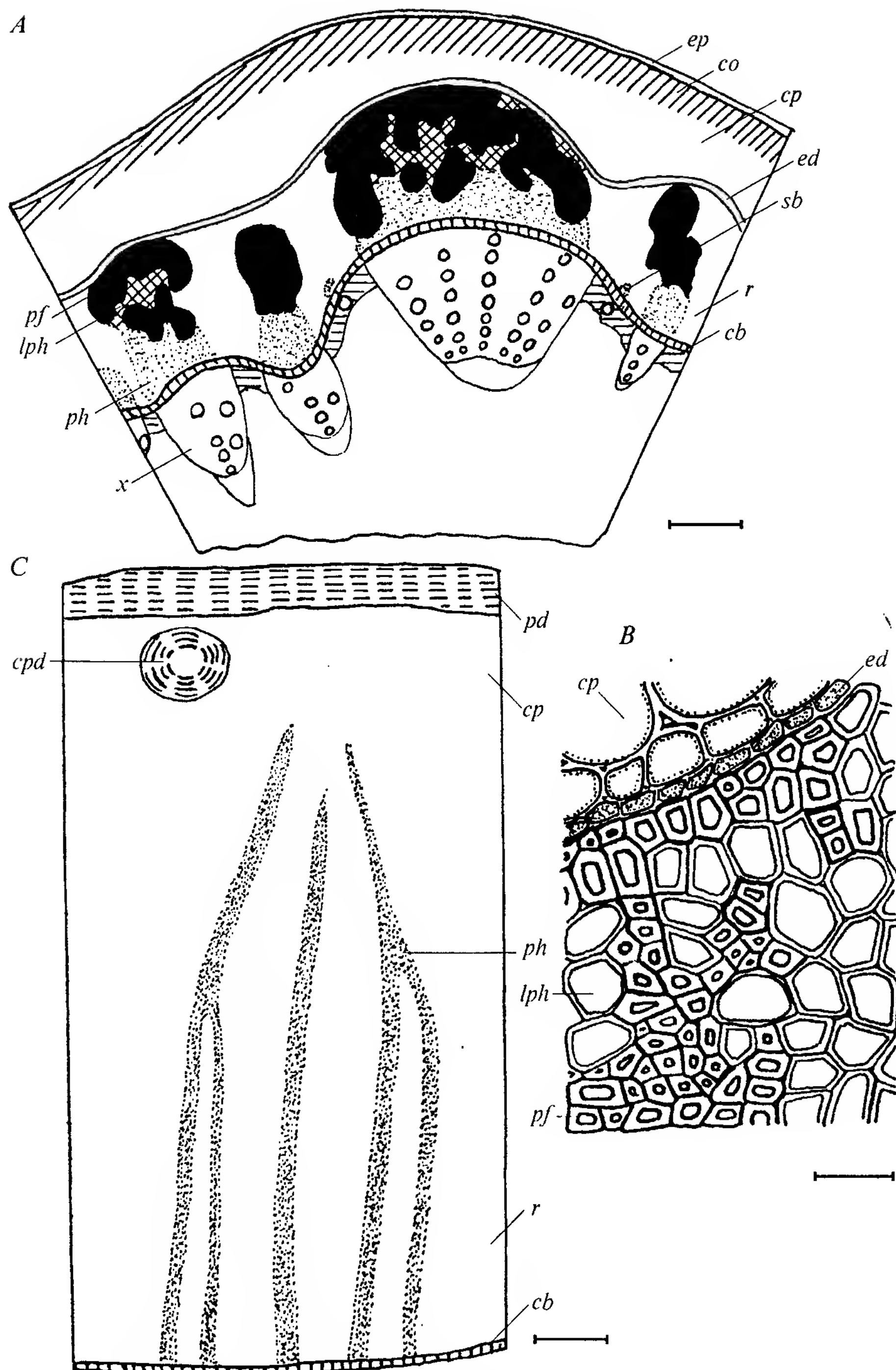


Fig. 7. Shoot and rhizome anatomy in *Sanguisorba officinalis*.

A — scheme of the shoot, transverse section; *B* — cortex/stele border in the shoot, transverse section; *C* — scheme of the rhizome, transverse section. *cpd* — cyclic periderm; *lph* — lignified phloem; *sb* — secondary bundle; see figs. 1—6 legends for other explanations. Bar: *A*, *C* — 0.2 mm; *B* — 0.05 mm.

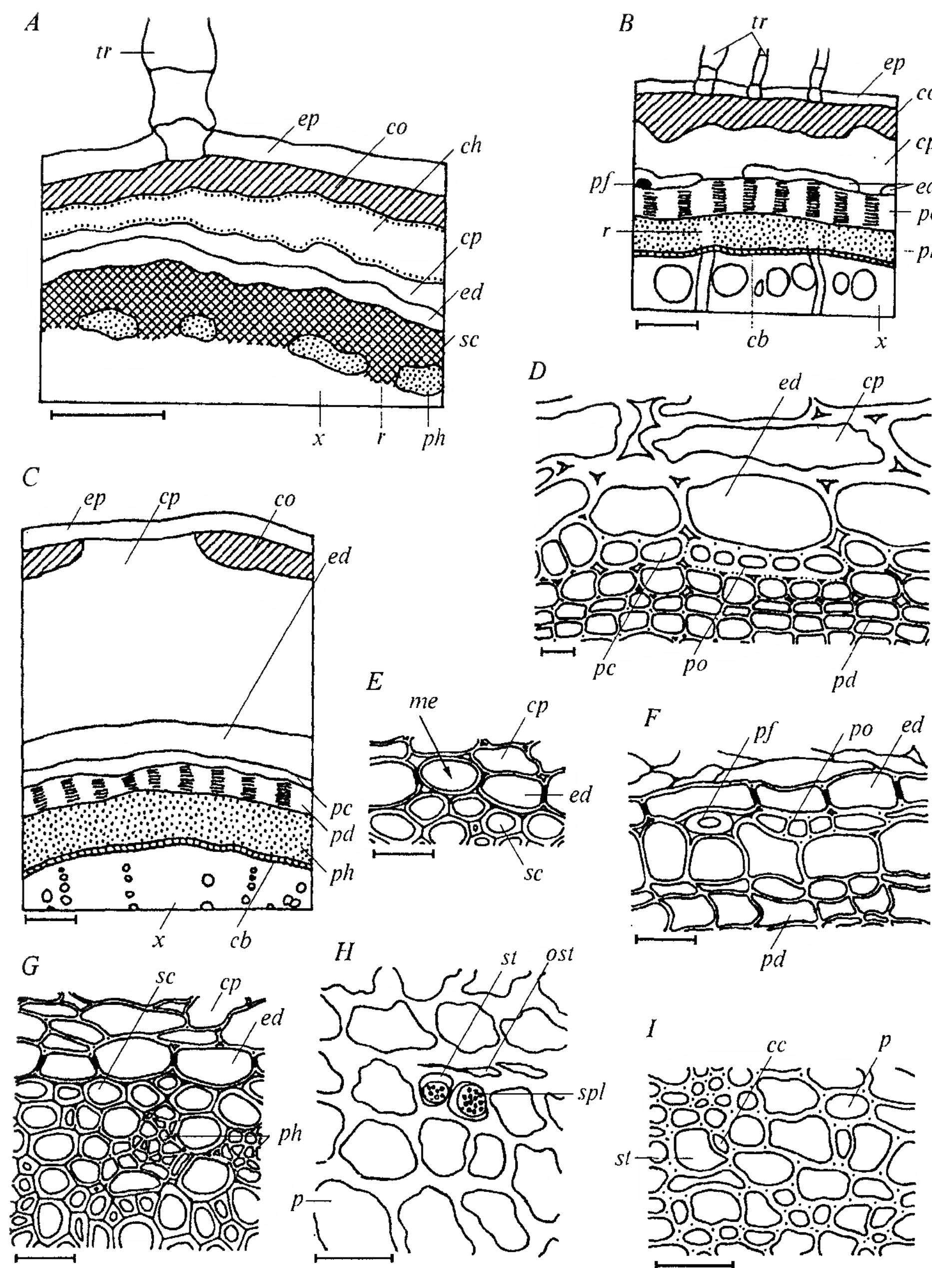


Fig. 8. Stem and phloem anatomy in *Sarcopoterium spinosum*, transverse sections.

A — scheme of the thorn; *B* — scheme of the inflorescence principal axis; *C* — scheme of the annual stem; *D* — the cortex stele interface in the annual stem; *E*, *G* — the cortex stele interface in the thorn; *F* — the cortex stele interface in the inflorescence principal axis; *H* — secondary phloem in the rhizome; *I* — secondary phloem in the perennial branch. *me* — metadermis; *sc* — sclerenchyma; see figs. 1—7 legends for other explanations. Bar: *A*—*C* — 0.1 mm; *D*—*I* — 0.01 mm.

contains sieve tubes ca. 2 × 3 μm in diameter with simple sieve plates. The rays are quite distinctive in the xylem but hardly visible in the phloem.

Annual stem is glabrous or nearly so (fig. 8, *C*). Discontinuous few-layered collenchyma occupies the very periphery of the cortex bulked with the parenchyma of loosely packed big cells. The innermost tightly packed cells of the cortex contain tannic

acid and constitute the endodermis (fig. 8, *C, D*). There is a layer of parenchymal cells inside the endodermis; some of them must have repeatedly divided to produce short tangential files of smaller cells (fig. 8, *C, D*). Thin periderm adjoins the layer from the inside; its phellem (fig. 8, *D*) consists of uniform cells throughout but the outermost ones. The latter differ from their inner counterparts in tannic acid contents.

Soft phloem ring is near 0.03 mm in thickness and very much compressed due to desiccating of the voucher specimens. The sieve tubes are about 3 µm in diameter. The axial parenchyma is highly diffusely dilated in the outer phloem though there is no sharp differentiation into conducting and non-conducting zones. The rays are invisible in the examined samples.

Perennial (3-ennial) branch is protected with fairly thick periderm (fig. 9, *A*). Its phellem consists of alternate zones of flattened and unflattened cells. Very many flattened cells are lignified. The phellem cleaves through zones of unflattened cells by sectioning.

Soft phloem ring is ap. 0.03 mm thick without distinctive border between conducting and non-conducting phloems (fig. 9, *A*). The sieve tube members about 6 × 40 µm have sieve plates with 1 to rare 2 sieve areas (fig. 9, *C, F*) and are more or less completely obliterated in the outer non-conducting phloem. The axial parenchyma is uniform in the conducting phloem (fig. 8, *I*) but differentiated into starch-storing and crystalliferous components in the non-conducting one (fig. 9, *C*). Crystalliferous cells contain irregular prisms of calcium oxalate (fig. 9, *C*). Solitary or fewclustered sclereids rarely occur in the non-conducting phloem.

The rays are nearly homogeneous (fig. 9, *C*), 1-seriate 2—5 cells high (fig. 9, *D*), multiseriate 0.07—0.12 × 0.23—0.33 mm; the latter tend to be aggregated, some of their cells contain irregular prismatic crystals (fig. 9, *F*).

Rhizome bears the periderm (fig. 9, *B*) of the same structure as the perennial branch. Collateral bundles are widely separated with primary rays of starch-storing parenchyma (fig. 9, *B*). The same parenchyma is in between the bundle phloem and the periderm.

Soft phloem of the bundles is radially up to 0.15 mm thick, about a half of inner it is conducting, though the border between the conducting and non-conducting zones is very indistinctive (fig. 8, *H*). The phloem cells have unevently thickened walls (fig. 8, *H*; 9, *E*); the sieve tube members are ~8 × 80—90 µm with simple sieve plates (fig. 8, *H*; 9, *E, G*); obliteration of the sieve tubes in the non-conducting phloem (fig. 8, *H*) has formed tangential layers of fully compressed elements which alternate with the layers of proliferating axial parenchyma. The axial parenchyma is mostly starch-storing and hardly distinguishable from the parenchyma of huge primary rays (fig. 9, *G*); few axial parenchyma cells contain calcium oxalate druse.

The primary rays 0.40—0.43 × 1.10—1.20 mm contain few cells with calcium oxalate druse (fig. 9, *G*); the secondary rays are 1-seriate and 1—3 cells high. All the rays store starch.

Tetraglochin sp.

Evergreen ericoid tree.

Annual stem. Leaf bases descend to the stem as leaf cushions. Glabrous epidermis consists of cells with hardly thickened outer walls covered with thin cuticle. The bulk of the cortex is a sclerenchyma (fig. 10, *A*) whose 1 to 2 outermost layers have remained unlignified. The inner 1—3 cell layers are cortical parenchyma. The periderm adjoins the parenchyma from the inside (fig. 10, *A*). Its phellem consists of alternate zones of highly flattened brown cells and unflattened yellowish or colourless ones; the phelloderm is 1-layered. The radial walls of unflattened phellem cells slightly lignify with periderm aging.

Ring of phloem about 0.01 mm thick consists of tangentially flattened soft elements; the sieve tubes are hardly distinguishable from the axial parenchyma, ~3 × 5—6 µm in cross section. The rays are nearly undiscernible (fig. 10, *A*).

Perennial (4-ennial) branch is protected with cyclic rhytidome (fig. 10, *B*) about 0.08 mm thick whose phellems are similar with that in the annual stem. The rhytidome

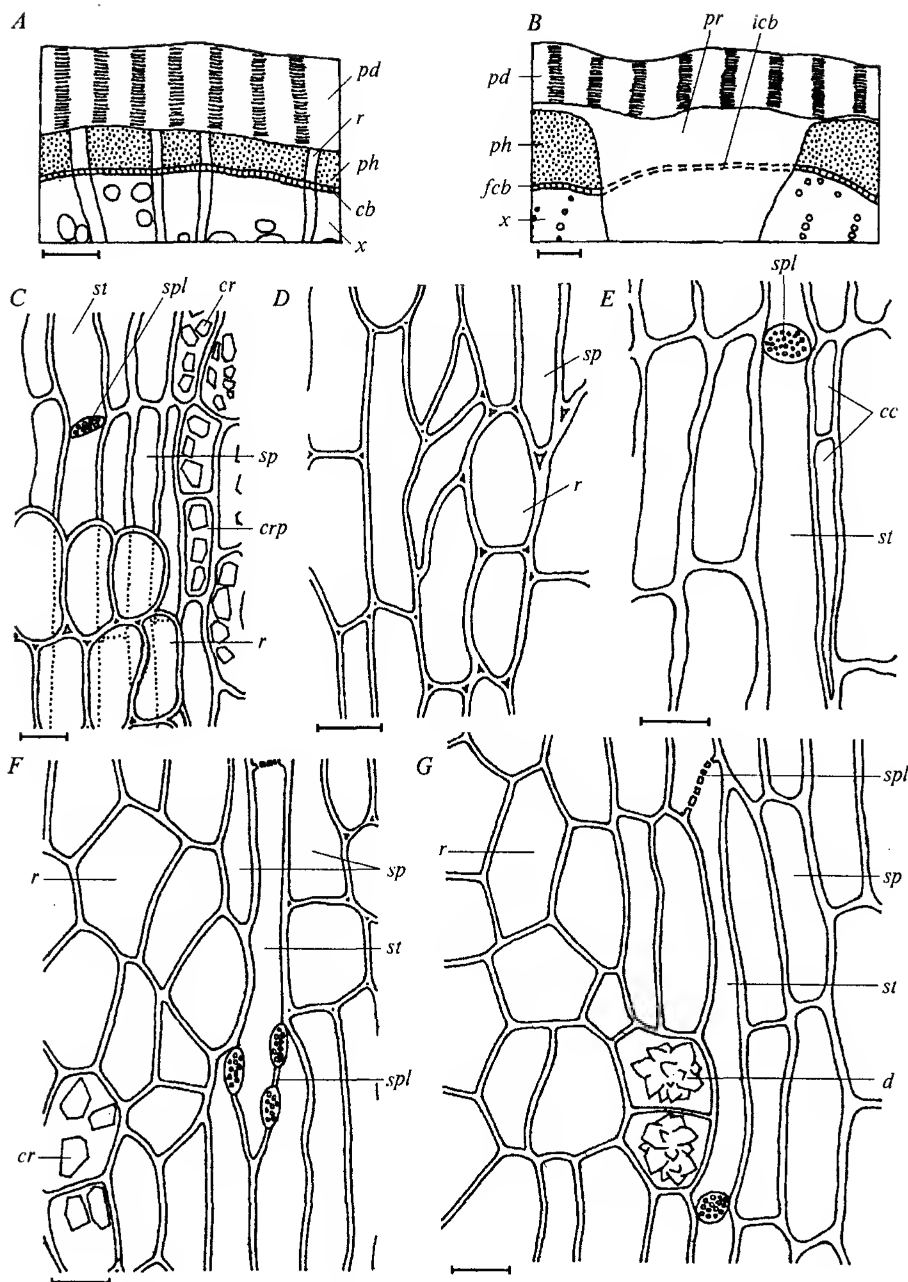


Fig. 9. Perennial branch, rhizome and phloem anatomy in *Sarcopoterium spinosum*.

A, C, D, F — perennial branch; *B, E, G* — rhizome. *A* — scheme of the branch, transverse section; *B* — scheme of the rhizome, transverse section; *C* — branch phloem, radial sections; *D, F* — branch phloem, tangential section; *E* — rhizome phloem, radial section; *G* — rhizome phloem, tangential section. *crp* — crystalliferous axial parenchyma; *d* — druse; *fcb* — fascicular cambium; *icb* — interfascicular cambium; *pr* — primary ray; *sp* — storage axial parenchyma; see figs. 1—8 legends for other explanations. Bar: *A, B* — 0.1 mm; *C—G* — 0.01 mm.

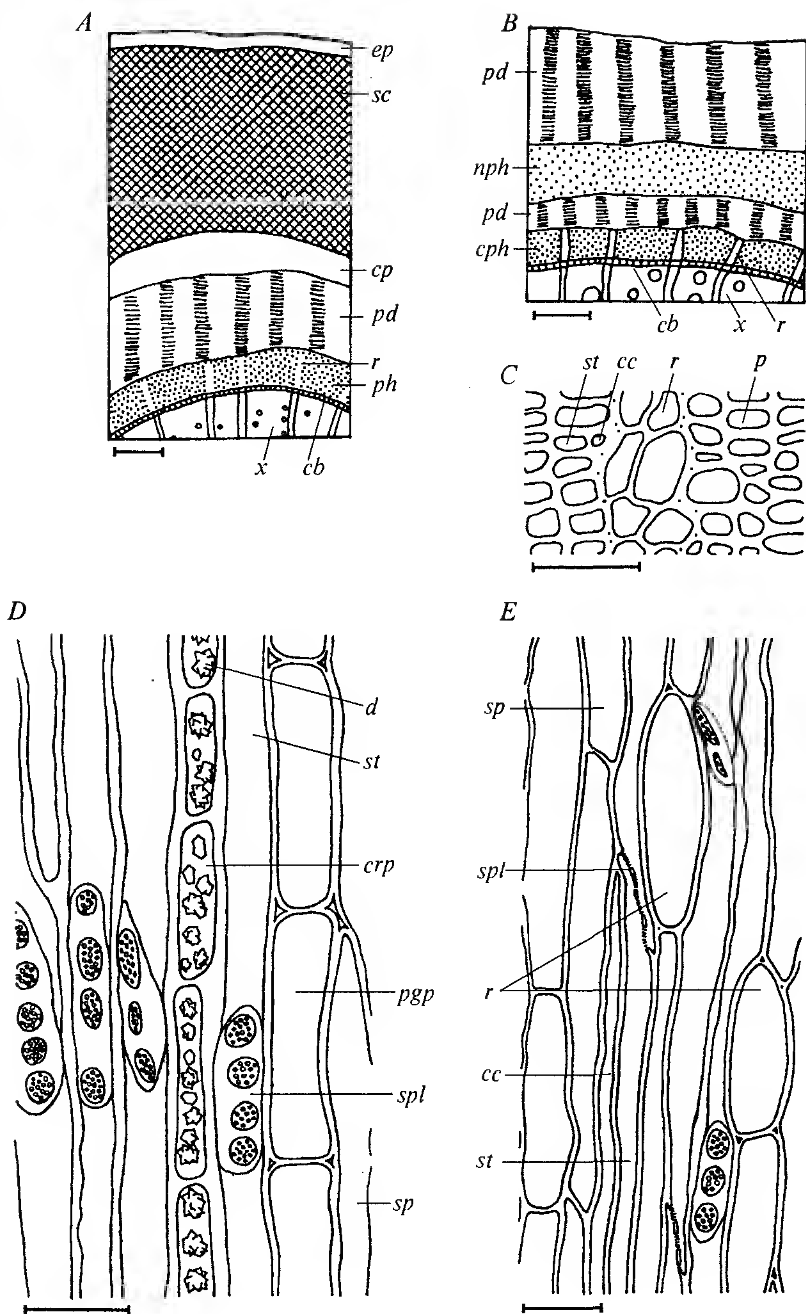


Fig. 10. Stem and phloem anatomy in *Tetraglochin* sp.

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — scheme of the perennial branch, transverse section; *C* — phloem in perennial branch, transverse section; *D* — phloem in perennial branch, radial section; *E* — phloem in perennial branch, tangential section. *sp* — storage parenchyma; see figs. 1—9 legends for other explanations. Bar: *A*, *B* — 0.1 mm; *C*—*E* — 0.01 mm.

scales are filled with non-conducting phloem. The 0.02 mm thick conducting one is situated inside the innermost periderm (fig. 10, *B*). The phloem is soft tangentially flattened (~3 × 6 µm in cross section) cells in distinctive radial files (fig. 10, *C*). The sieve tube members approximately 3 × 6 × 70 µm have compound sieve plates of 2—5 sieve areas (fig. 10, *D, E*). The axial phloem parenchyma is homogeneous in the conducting zone and differentiated into prevailing storage and crystalliferous ones in the non-conducting zone (fig. 10, *D*). Crystalliferous cells contain few druses and/or irregular crystals of calcium oxalate per cell.

The rays are nearly heterogeneous, 1- to 2-seriate, 1—9 cells high (fig. 10, *C, E*).

Discussion

Unfortunately, the stem outer tissues are too poorly preserved in all investigated *Cliffortia* species to judge with confidence about structure of their cortex. The cortex anatomy distinguishes *Polylepis australis* and *Tetraglochin* sp. from other investigated representatives of the subtribe *Sanguisorbiinae*. Both have thickest cortex partially formed by descending leaf bases. The stratified parenchymal cortex of alternate layers of brown and colourless cells in *P. australis* differ, however, from the cortex mostly bulked with sclerenchyma in *Tetraglochin* sp. Therefore, we do not consider the cortex anatomy to testify closer affinity between the two. Specific cortex must have been resulted from leaf crowding at branch top in mesophytic *P. australis* and from leaf base progressing to leaf blade substitution under xeric environments in sclerophyllous *Tetraglochin* sp. The cortex anatomy varies within ordinary limits in other *Sanguisorbiinae* members and does not elucidate their interrelationships.

Strange character of the *Sarcopoterium spinosum* is a cell layer inside the endodermis in inflorescence principal axis and annual stem. Special protective tissue, polydermis is asserted to be typical of rosaceous' rhizomes (Kaussmann, 1963). However, a tissue consists of only few-layered cells in radial files to be attributed to the true polydermis. Therefore, the tissue under consideration in *Sarcopoterium spinosum* does not meet criterion of the polydermis. Besides, it occurs in above-ground shoot of the plant (the rhizome under our investigation was too aged to allow us to detect the tissue in it). The tissue under discussion bears similarity to premature specific protective tissue that was revealed by Prokopiv & Volgin (1991) in roots of *Gentiana lutea* L. and recognized as a new type of protective tissue, the metadermis. Then, we believe that it might be attributed to arrested metadermis.

The ptotophloem fibres strikingly inhere in investigated species. The most prominent fibre strands accompany leaf traces in aerial shoots of both rosette herbs *Poterium sangiusorba* and *Sanguisorba officinalis* and in stems of tree *Margyricarpum pinnatus*. They stretch through the stem in two former species but shortly decline downward the subtending internode in the latter one. Clustered protophloem fibres undoubtedly occur in *Cliffortia falcata* and must develop in other two species but their course downward the stem has not been tested because of unsufficient material at our hand. Only a few solitary protophloem fibres develop in the stems of *Sarcopoterium spinosum*. The sclerenchyma ring in *S. spinosum* thorn is too homogeneous to evidence the presence of the protophloem fibres. The fibres are lacking in all other investigated woody specimens and in rhizome of *Poterium sanguisorba*. The protophloem fibres in the rhizome of *Sanguisorba officinalis* still remain to be tested.

The hard secondary phloem has only been revealed in perennial branch of *Polylepis australis* (scant), (annual) branches of three *Cliffortia* species and, surprisingly, in rhizome of *Poterium sanguisorba*. The absence of hard phloem in other investigated woody members of *Sanguisorbiinae* would have been the result of its underdevelopment in too young branches that we had at hand if only such a phloem had not developed in annual stems in three *Cliffortia*. Therefore, poor development of hard phloem in the woody representatives must be a character of the subtribe. Less progressed hard phloem in woody members than in a herbaceous one is unusual for rosaceous plants (compare Lotova,

Timonin, 1998a, b, 2000, 2001b). Moreover, phloem hardening in rhizome of *Poterium sanguisorba* certainly does not adhere to the rhizome phloem standard of rosaceous herbs (Lotova, Timonin, 1998a, b, 1999b, 2000, 2001a, b). The majority of the investigated species have rings of secondary phloem and xylem in juxtaposition in perennial axial organs (*Acaena* and *Cliffortia* species; *Margyricarpum pinnatus*; *Polylepis australis*; *Poterium sanguisorba*, rhizome; and *Tetraglochin* sp.). *Sanguisorba officinalis* contrasts to them in retaining sepatare collateral bundles in its perennial rhizome. *Sarcopoterium spinosum* combines two stele types for it has juxtaposed rings of the phloem and xylem in aboveground axial organs and separate bundles in rhizome. So, the species links both groups of investigated members of the subtribe and thus evidences unity of the taxon.

The stele construction throws striking light on iterrelationships between genera *Sanguisorba, Poterium*, and *Sarcopoterium* which are usually considered nearest relatives. Focko (1894) still followed Linnaeus (1753, cited by Linnaeus, 1957) in recognizing 2 genera *Poterium* and *Sanguisorba*, respectively, and arranging present *Sarcopoterium spinosum* among *Poterium* species (as *Poterium spinosum* Linn.). Later botanists more often held the species to be a member of monotypic genus *Sarcopoterium* while they included *Poterium* into *Sanguisorba* (Hegi, 1995; Takhtajan, 1997). The rhizome phloem and whole stele in *Poterium sanguisorba* structurally contrast with those in both examined *Sanguisorba officinalis* and *Sarcopoterium spinosum* which are rather similar. So, if uniting the genera were considered desirable the genus *Poterium* should be opposed the genus of combined former *Sanguisorba* and *Sarcopoterium*.

The site where the first phellogen originates has elsewhere been shown to be taxonomic importance for *Rosaceae* (Lotova, Timonin, 1998b, 1999a, 2000, 2001a). The protophloem fibres in *Margyricarpum pinnatus, Sarcopoterium spinosum*, and *Cliffortia falcata* clearly show that they are the outermost phloem parenchyma that generates the first phellogen. Distinctive endodermis in *Acaena* species and pericycle in *Poterium* both evidence that the first phellogen arises in the outermost phloem in the former and in the pericycle in the latter plants. The phloem certainly produces the first phellogen in other two *Cliffortia* because of their close relationship with the *C. falcata*. We have no direct evidence that the outer phloem gives rise to the first phellogen in investigated *Polylepis, Sanguisorba*, and *Tetraglochin* species but we regard the outer phloem as generator of the first phellogen in these plants on analogy of other members of *Sanguisorbiinae*. Therefore, development of the first phellogen just in the outer phloem must be considered a taxonomic label of the subtribe.

Acknowledgements

We are deeply indebted to Д. Д. Соколов, Faculty of Biology, MSU for picking up *Poterium sanguisorba* in the Crimea and M. B. Костина, MHA, Moscow for sampling voucher material. We are also very grateful to И. А. Губанов, Herbarium of MSU, who gave us permission to use herbarium specimens for our study. The financial support from the Russian Foundation for Basic Researches is also appreciated.

LITERATURE CITED

Focko W. O. Rosaceae // Engler A., Prantl K. A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. S. 1—61.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin e. o., 1995. Bd 4. Teil 2A. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2(2). X + 693 S.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Kaussmann B. Pflanzenanatomie. Jena, 1963. 624 S.

Linnaeus C. Species Plantarum. A Facsimile of the first edition 1753. London, 1957. Vol. 2. P. 561—1200.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae — Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998a. Vol. 83. N 8. P. 16—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998b. Vol. 83. N 9. P. 14—27.
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1999a. Vol. 84. N 2. P. 34—41.
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 4. *Roseae* and *Ulmarieae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999b. Vol. 84. N 3. P. 33—43.
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 6. *Rubeae* and *Adenostomeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 2000. Vol. 85. N 4. P. 21—28.
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 7. *Rosoideae — Potentilleae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2001a. Vol. 86. N 4. P. 12—33.
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 8. *Rosoideae*: *Dryadeae — Geeae* group // Bot. J. (St. Petersburg). 2001b. Vol. 86. N 6. P. 1—17.
Prokopiv A. I., Volgin S. A. The age-dependent changes in root anatomical structure of *Gentiana asclepiadea* and *Gentiana lutea* (*Gentianaceae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1991. Vol. 76. N 11. P. 1472—1481. [in Russ.].
Schulze-Menz G. K. Rosaceae // *Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.
Takhtajan A. L. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p. [in Russ.].
Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

РЕЗЮМЕ

Несмотря на разнообразие строения первичной коры и вторичной флоэмы в пределах подтрибы, распределение признаков не позволяет выделить какие-либо группировки родов и, скорее, свидетельствует о естественности этого таксона, на что указывает также заложение первого феллогена в наружной флоэме (кроме *Poterium*, у которого он закладывается в перицикле). *Poterium* имеет хорошо выраженные стереомы во вторичной флоэме корневищ, что необычно для травянистых розоцветных. По архитектонике корневища *Sarcopoterium* оказался ближе к *Sanguisorba*, чем к *Poterium*, поэтому следует признавать самостоятельность последнего рода в тех случаях, когда признана самостоятельность рода *Sarcopoterium*. В однолетних скелетных ветвях и главной оси соцветия *Sarcopoterium* выявлена метадерма, развитие которой, по-видимому, останавливается на ранней стадии.

УДК 581.824.1+582.734.4(571.6) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© И. В. Мельникова,[1] С. А. Снежкова [2]

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСИНЫ *ROSA KOREANA* И *R. GRACILIPES* (*ROSACEAE*) РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

I. V. MELNIKOVA, S. A. SNEZHKOVA. WOOD ANATOMY OF *ROSA KOREANA* AND *R. GRACILIPES* (*ROSACEAE*) GROWING IN THE RUSSIAN FAR EAST

[1] Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток
[2] Дальневосточный государственный университет
Владивосток
Поступила 07.02.2000

Исследовано анатомическое строение древесины 2 восточноазиатских видов *Rosa koreana* (секция *Cinnamomeae*) и *Rosa gracilipes* (секция *Pimpinellifoliae*). Структура древесины имеет сходный план строения, но по количественным показателям некоторых признаков значительно отличается. На основании проведенного анализа выделено 12 признаков, по которым *R. gracilipes* имеет более низкие количественные показатели, что позволяет судить о достоверности различия видов.
Ключевые слова: Дальний Восток, *Rosa*, древесина, сосуды, древесинная паренхима, лучи, волокнистые трахеиды.

При решении вопросов таксономии рода *Rosa* L. использовались результаты исследования анатомии древесины, что отражено в работах М. В. Культиасова (1953),

А. А. Яценко-Хмелевского (1954), В. Е. Вихрова (1959). Для некоторых восточноазиатских шиповников (*R. acicularis* Lindl., *R. rugosa* Thunb.) изучены качественные и количественные признаки ксилемы и флоэмы (Лотова, Тимонин, 1996, 1999; Бенькова, Некрасова, 1998а, б). Специальных ксилотомических исследований дальневосточных видов *Rosa* не проводилось.

Выбор в качестве объектов нашего исследования *R. gracilipes* Chrshan. и *R. koreana* Kom. вызван тем, что эти виды относятся к разным секциям, имеют сравнительно небольшие ареалы и сходство морфологических признаков (Комаров, 1905; Хржановский, 1951, 1958; Панков, 1987). При отсутствии плодов и цветков как в природе, так и при исследовании гербарных образцов определение этих видов весьма затруднительно. Очевидно, что для уточнения существующих таксономических построений *Rosa* необходимо привлечение новых признаков, которые считаются нетрадиционными для систематики этой группы розоцветных.

Материал для исследования древесины собран в июле—августе 1999 г. в Приморском крае. Стебли *Rosa gracilipes* взяты на известняках в окр. с. Екатериновка Партизанского р-на в долине р. Партизанская (Сучан), а *Rosa koreana* — на скалах в окр. с. Стеклянуха Шкотовского р-на. Образцы древесины 2-го года каждого вида взяты в 3-кратной повторности на расстоянии 3—5 см выше корневой шейки.

По стандартной методике (Яценко-Хмелевский, 1954) были приготовлены срезы древесины в трех плоскостях и мацерированный материал. Каждый вид был представлен 10 препаратами. Описание анатомических особенностей и измерения элементов древесины проводили согласно рекомендациям Международной ассоциации анатомов древесины (IAWA) (Wheeler et al., 1989). В каждом образце размеры элементов измеряли в 20-кратной повторности. Условные критерии признаков изменчивости выполнялись на основании работы М. У. Умарова и Е. С. Чавчавадзе (1990). При статистической обработке первичных данных достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента (Зайцев, 1984) с учетом 5 %-го уровня значимости.

Rosa koreana Kom.

В составе древесины имеются сосуды, лучевая и древесинная паренхимы, волокнистые трахеиды (рис. 1, 2). Граница годичных слоев выражена более или менее отчетливо благодаря наличию полоски сплюснутых волокнистых трахеид в 2—3 слоя. Древесина полукольцесосудистая; в начале годичного слоя располагаются 2—3 слоя просветов, по размерам превышающих остальные, редко расположенные, поэтому переход кажется более или менее резким (рис. 3). Просветы сосудов одиночные, в группах по 2 (редко), очертания их округлые и овальные.

Членики сосудов средней длины (табл. 1), чаще с короткими клювами, с длинными встречаются редко и в большинстве случаев с одной стороны членика. Перфорации сосудов простые, расположены на поперечных стенках. Тиллы в сосудах отсутствуют. Межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные, крупные, сближенные, реже сомкнутые (в широких и коротких члениках сосудов). Поры округлые с вытянутыми, перекрещивающимися отверстиями, доходящими до границы окаймления. Сомкнутые поры более или менее 4- и 3-угольной формы. Спиральные утолщения более или менее отчетливые, присутствуют у подавляющего большинства сосудов, лишь иногда в широких сосудах могут отсутствовать. В одном и том же сосуде встречаются и поры, и спирали; сосудисто-паренхимная поровость свободная, полуокаймленные поры расположены очередно.

Аксиальная паренхима скудная, диффузная, встречается скудновазицентрическая, по 2—5 клеток около сосудов. Оболочки клеток паренхимы тоньше оболочек основной массы волокон. Основу древесины составляют волокнистые трахеиды с толстыми стенками и окаймленными порами, располагающиеся в одном вертикальном ряду или разбросанные. Волокнистые элементы длиннее члеников сосудов (табл. 1). Поры с выраженным окаймлением, крупные, но мельче, чем у члеников

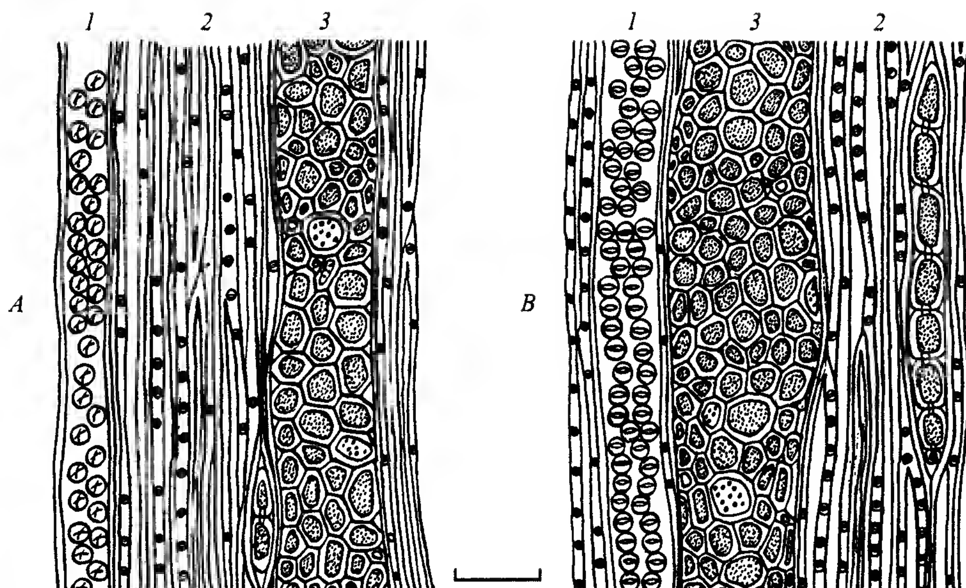


Рис. 1. Продольный срез древесины *Rosa koreana* (*A*) и *Rosa gracilipes* (*B*).
1 — сосуд, *2* — волокнистые трахеиды, *3* — широкий сердцевинный луч. Масштабная линейка: 0.1 мм.

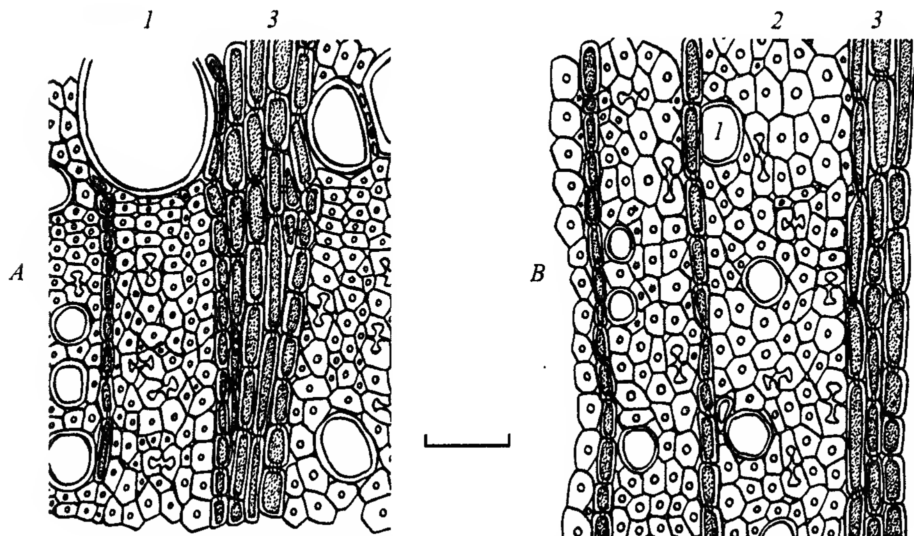


Рис. 2. Поперечный срез древесины *Rosa koreana* (*A*) и *Rosa gracilipes* (*B*).
Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: 0.1 мм.

сосудов; имеются спиральные утолщения. Окончания волокон штыкообразные, гладкие и зазубренные.

Лучи смешанно-гетерогенные, 1—5-рядные. Высота 1-рядных лучей 2—50 клеток, многорядных — 40—120 клеток. При встрече с сосудами лучи изгибаются, при переходе из одного годичного слоя в другой почти не расширяются, граница годичного слоя в лучах совпадает с общей границей годичного слоя.

На тангентальном срезе 1-рядные лучи линейные, а многорядные веретеновидной формы, с короткими и длинными однорядными окончаниями из 5—20 клеток. Иногда

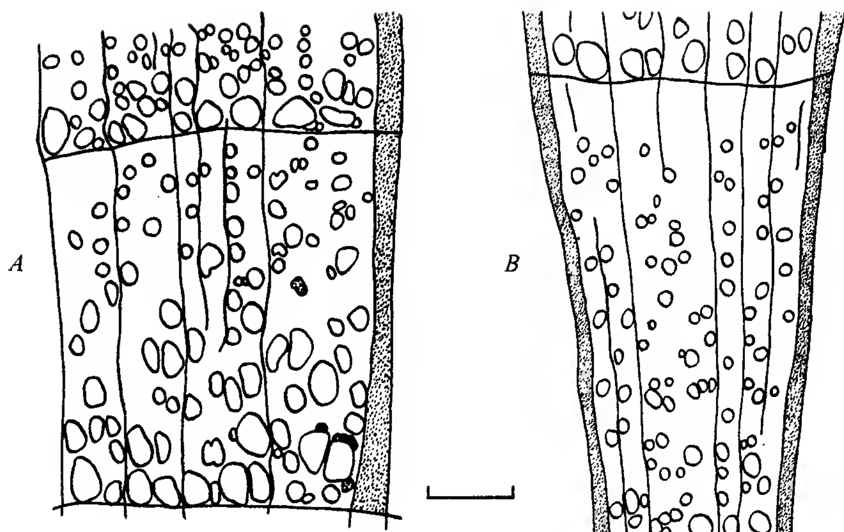


Рис. 3. Схема строения полукольцесосудистой древесины *Rosa koreana* (*A*) и *Rosa gracilipes* (*B*). Масштабная линейка: 0,1 мм.

2—3 многорядных луча, сливаясь своими 1-рядными окончаниями, образуют сдвоенный высокий луч. Часто встречаются сближенные лучи.

На радиальном срезе лучи составлены из лежачих, стоячих и квадратных клеток. Длина лежачих клеток в 2 раза превышает высоту; высота стоячих превышает ширину в 1.5 раза. Квадратные клетки располагаются в средней части луча и вкраплены между лежачими клетками. Стенки клеток лучей незначительной толщины.

Rosa gracilipes Chrshan.

В составе древесины — сосуды, волокнистые трахеиды, клетки древесинной паренхимы (рис. 1, 2). Древесина полукольцесосудистая, многочисленные просветы сосудов в своем расположении не образуют рисунка, чаще одиночные, реже в группах по 2. В начале годичного слоя располагаются 1—2 слоя просветов, по размерам превышающих остальные и расположенные свободно. Очертания просветов округлые и овальные; диаметры сосудов ранней древесины в 2—3 раза превышают диаметры сосудов поздней (рис. 3). Переход от ранней древесины к поздней более или менее резкий, но впечатления кольцесосудистости нет. Годичные кольца выражены отчетливо, благодаря наличию полоски из 2 рядов сплюснутых волокнистых трахеид.

Членики сосудов чаще с короткими, реже с длинными клювами. Наблюдается тенденция: чем у́же и длиннее сосуд, тем клювы длиннее, но только с одной стороны членика; у более коротких и широких сосудов клювы короткие.

Перфорации сосудов простые, расположены на скошенных поперечных стенках. Межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные, крупные, свободные, сближенные. Сомкнутые встречаются реже, в длинных и узких члениках. Окаймления пор округлые, встречаются овальные; внутренние отверстия пор вытянутые, щелевидные, включенные. Слабо выраженные спиральные утолщения имеются в узких и широких сосудах.

Древесинная паренхима диффузная, скудная. Оболочки клеток паренхимы тоньше основной массы оболочек волокнистых элементов. Волокнистые трахеиды с округлыми окаймленными порами со щелевидными внутренними отверстиями. Поры обильные, расположенные в одном вертикальном ряду. Окончания волокнистых трахеид зазубренные, штыкообразные, острые (гладкие).

ТАБЛИЦА 1

Ширина годичного кольца и признаки трахеальных элементов древесины 2 видов рода *Rosa*

Статистические показатели	Ширина годичного кольца, мкм	Число сосудов в поле зрения (1 мм^2)			Диаметр сосудов, мкм			Длина члеников сосудов, мкм	Длина волокнистых элементов, мкм
		в поздней древесине	в ранней древесине	общее	в поздней древесине	в ранней древесине	средний		
					Rosa koreana				
1.									
$x \pm \bar{x}$	161.24 ± 4.90	147.00 ± 12.1	94.64 ± 6.70	241.61 ± 15.4	0.91 ± 0.03	2.50 ± 0.10	1.71	101.40 ± 6.10	168.40 ± 8.20
$t_{факт.}$	32.89	12.14	14.11	15.68	30.33	25.00		16.62	20.53
V, %	9.67	26.10	22.58	20.25	14.28	17.88		27.29	22.07
2.									
$x \pm \bar{x}$	158.40 ± 9.27	253.11 ± 12.7	85.32 ± 7.04	238.40 ± 13.37	0.86 ± 0.04	2.48 ± 0.10	1.67	112.41 ± 7.10	160.30 ± 8.00
$t_{факт.}$	17.08	12.05	12.11	17.83	21.50	24.80		15.83	20.03
V, %	18.49	26.22	26.10	17.72	24.41	20.56		28.23	22.30
3.									
$x \pm \bar{x}$	136.80 ± 8.80	164.91 ± 10.2	101.00 ± 5.60	265.93 ± 13.70	0.97 ± 0.06	2.32 ± 0.10	1.64	100.30 ± 7.00	167.43 ± 8.20
$t_{факт.}$	15.54	16.17	18.03	19.41	16.16	23.20		14.32	20.41
V, %	20.49	19.67	17.82	16.36	27.64	21.98		31.19	21.89
					Rosa gracilipes				
1.									
$x \pm \bar{x}$	250.00 ± 3.20	158.11 ± 16.07	64.61 ± 4.30	222.71 ± 29.5	0.86 ± 0.04	1.65 ± 0.09	1.25	100.81 ± 3.80	157.00 ± 6.10
$t_{факт.}$	78.12	9.83	15.02	7.55	21.50	18.33		26.52	25.73
V, %	4.06	32.12	21.31	41.98	22.09	26.66		17.17	17.58
2.									
$x \pm \bar{x}$	251.00 ± 2.20	163.11 ± 12.50	73.40 ± 7.90	235.62 ± 13.8	0.66 ± 0.07	2.04 ± 0.07	1.35	99.50 ± 4.06	150.60 ± 7.70
$t_{факт.}$	114.09	13.04	9.29	17.07	9.43	29.14		24.51	19.55
V, %	2.83	24.23	34.25	18.52	53.03	17.15		18.39	23.20

3.									
$x \pm \bar{x}$	250.00 ± 2.70	162.00 ± 15.12	67.47 ± 5.50	229.34 ± 17.02	0.75 ± 0.03	2.14 ± 0.10	1.44	86.54 ± 3.60	154.23 ± 5.80
$t_{факт.}$	92.59	11.00	12.26	13.48	25.00	21.40		24.03	26.59
V, %	3.44	29.44	26.20	23.45	18.66	28.97		19.20	17.21

Примечание. При числе степеней свободы $V = N - 1 = 19$ и 5%-ном уровне значимости достоверное значение критерия Стьюдента (t) = 2.093; $x \pm \bar{x}$ — среднее арифметическое и ошибка среднего, $t_{факт.}$ — критерий Стьюдента, V — коэффициент вариации, %; 1, 2, 3 — номера образцов.

ТАБЛИЦА 2

Средние значения признаков лучевой паренхимы в древесине 2 видов рода *Rosa*

Статистические показатели	Число лучей (1 мм²)			Высота лучей в клетках (слойность)		Линейная высота лучей, мкм		Линейная ширина многорядных лучей, мкм
	всего	однорядных	многорядных	однорядных	многорядных	однорядных	многорядных	
Rosa koreana								
1.								
$x \pm \bar{x}$	34.11 ± 1.80	30.91 ± 2.00	3.15 ± 0.10	7.80 ± 1.40	76.55 ± 5.70	81.00 ± 17.70	511.11 ± 37.50	14.82 ± 1.20
$t_{факт.}$	18.94	15.45	31.50	5.57	13.42	4.57	13.62	12.33
V, %	32.55	21.10	19.04	82.05	22.67	98.50	22.06	38.71
2.								
$x \pm \bar{x}$	38.93 ± 1.50	35.00 ± 1.30	3.90 ± 0.20	5.25 ± 1.00	54.77 ± 12.50	62.82 ± 13.20	412.00 ± 20.10	11.84 ± 0.50
$t_{факт.}$	25.93	26.92	19.50	5.25	4.38	4.75	20.49	23.60
V, %	12.33	12.62	23.07	85.71	68.52	94.64	68.43	22.54
3.								
$x \pm \bar{x}$	38.92 ± 2.70	35.10 ± 2.70	3.70 ± 0.30	5.11 ± 1.00	98.55 ± 4.80	68.00 ± 7.80	507.11 ± 83.50	14.50 ± 1.10
$t_{факт.}$	14.41	13.00	12.33	5.11	18.65	8.71	6.07	13.18
V, %	22.44	25.07	29.72	88.06	16.24	52.01	7.41	36.21

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Статистические показатели	Число лучей (1 мм^2)			Высота лучей в клетках (слойность)		Линейная высота лучей, мкм		Линейная ширина многорядных лучей, мкм
	всего	однорядных	многорядных	однорядных	многорядных	однорядных	многорядных	
				Rosa gracilipes				
1.								
$x \pm \bar{x}$	38.54 ± 2.00	29.70 ± 2.10	10.00 ± 0.50	5.73 ± 0.70	51.55 ± 11.90	50.00 ± 5.40	250.80 ± 54.70	9.92 ± 0.70
$t_{факт.}$	19.25	14.14	20.00	8.14	4.33	9.25	4.58	14.17
V, %	17.16	23.29	18.00	61.40	104.64	48.94	98.28	34.77
2.								
$x \pm \bar{x}$	35.20 ± 1.40	25.61 ± 1.80	9.55 ± 0.80	9.00 ± 1.50	34.31 ± 8.90	58.42 ± 6.70	192.20 ± 35.06	12.24 ± 1.40
$t_{факт.}$	25.14	14.22	1.87	6.00	3.85	8.71	5.48	8.71
V, %	13.06	23.43	27.36	78.44	117.9	52.02	82.04	54.91
3.								
$x \pm \bar{x}$	36.24 ± 2.60	28.23 ± 2.60	6.80 ± 0.60	5.50 ± 0.70	47.75 ± 9.80	47.00 ± 6.50	174.20 ± 18.70	10.70 ± 0.70
$t_{факт.}$	13.92	10.84	11.33	7.85	4.87	7.23	9.31	15.34
V, %	23.20	30.14	29.41	64.54	92.77	63.04	48.50	32.21

Примечание. При числе степеней свободы $V = N - 1 = 19$ и 5%-м уровне значимости достоверное значение критерия Стьюдента (t) = 2.093. $x \pm \bar{x}$ — среднее арифметическое и ошибка среднего, $t_{факт.}$ — критерий Стьюдента, V — коэффициент вариации, %. 1, 2, 3 — номера образцов.

Лучи смешанно-гетерогенные с короткими окончаниями 1—4-рядные. Высота 1-рядных лучей — 2—40 клеток, многорядных — 30—100 клеток. Тангентальные диаметры широких просветов примерно равны ширине широких лучей. При встрече с сосудами лучи изгибаются или в некоторых случаях отклоняются. При переходе из одного годичного слоя в другой лучи не расширяются. На тангентальном срезе 1-рядные лучи линейные; многорядные (все или некоторые) веретеновидные, часто с 1-рядными окончаниями (7—17 клеток); встречаются сближенные лучи. На радиальном срезе лучи составлены из лежачих, квадратных и стоячих клеток. Встречаются в средних слоях луча и трапециевидные клетки. Квадратные и трапециевидные клетки вкраплены между лежачими клетками, есть лучи, состоящие только из квадратных и только из лежачих клеток. Длина лежачих клеток в 2 раза больше их высоты. Высота стоячих клеток в 2 раза превышает их длину.

Древесина исследованных видов *Rosa* имеет единый план строения, но различается по количественным показателям (табл. 1, 2). Общие черты строения древесины: достаточно прямая граница годичных колец; простые перфорации члеников сосудов; наличие спиральных утолщений сосудов и волокнистых элементов; толстые стенки волокнистых элементов, имеющих окаймленные поры на тангентальных и радиальных стенках; наличие узких низких 1-рядных и высоких широких 3—6(7)-рядных лучей; отсутствие четкого рисунка просветов сосудов.

Различия древесины *R. koreana* и *R. gracilipes* состоят в средних значениях 12 количественных признаков: общее число сосудов и сосудов ранней древесины в поле зрения (1 мм^2), диаметр сосудов, диаметр сосудов ранней и поздней древесины, длина волокнистых элементов и члеников сосудов, число 1-рядных лучей (1 мм^2), высота многорядных лучей в клетках, линейная высота 1-рядных и многорядных лучей и ширина многорядных лучей у *R. gracilipes* ниже, чем у *R. koreana*. Среднее значение ширины годичного кольца и число многорядных лучей (1 мм^2) *R. gracilipes* значительно выше по сравнению с *R. koreana*.

По условным критериям оценки степени изменчивости признаков, предложенным М. У. Уваровым и Е. С. Чавчавадзе (1990), древесина изученных видов рода *Rosa* обладает в целом высоким уровнем вариации большинства признаков.

К первой группе признаков — наиболее константных — принадлежат те, коэффициенты вариации которых, как правило, не превышают 20%. Это — ширина годичного кольца (у обоих видов), общее число сосудов в поле зрения у *R. koreana* и длина члеников сосудов у *R. gracilipes*.

Вторая группа признаков характеризуется средним значением и высоким (21—40%) уровнем варьирования. Это — число сосудов в поле зрения, диаметр сосудов поздней и ранней древесины, длина волокнистых элементов и члеников сосудов у *R. koreana*, число лучей 1-рядных и многорядных, линейная ширина лучей.

Признаки третьей группы (линейная высота 1-рядных лучей, высота 1-рядных лучей и многорядных лучей в клетках), отличаются очень высоким уровнем варьирования (41—60% и выше). Максимальное значение $V = 117.9$% соответствует высоте многорядных лучей в клетках *R. gracilipes*.

Выводы

1. Древесина изученных видов различается по количественным показателям и характеризуется высокой степенью изменчивости большинства количественных анатомических признаков.

2. Наименьшая вариабельность проявляется в ширине годичного кольца (минимальное значение коэффициента вариации $V = 2.83$% у *R. gracilipes*, $V = 9.67$% у *R. koreana*) и наибольшая — в высоте лучей (максимальное значение $V = 117.9$% у *R. gracilipes*).

3. Различия, отмеченные в количественном выражении ксилотомических признаков, подтверждают обособленность исследованных таксонов.

Благодарности

Авторы признательны и благодарны П. Г. Горовому за помощь в работе и ценные замечания при подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бенькова В. Е., Некрасова А. А. Анатомия древесины представителей *Rosaceae* с севера Сибири. 1. *Spiraeoideae* и *Maloideae* // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 1. С. 67—76.

Бенькова В. Е., Некрасова А. А. Анатомия древесины представителей *Rosaceae* с севера Сибири. 2. *Rosoideae* и *Prunoideae* // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 2. С. 47—53.

Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М., 1959. 132 с.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1905. Т. 3. Вып. 1, 2. 853 с.

Культиасов М. В. Ботаника. М., 1953. 588 с.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия коры как таксономический признак в семействе розоцветных (*Rosaceae*) // IX Московское совещание по филогении растений. М., 1996. С. 81—83.

Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 4. *Roseae* и *Ulmarieae* (*Rosoideae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 33—43.

Панков Ю. А. Дикорастущие розы (шиповники) Дальнего Востока и их использование. Владивосток, 1987. 128 с.

Умаров М. У., Чавчавадзе Е. С. Структурные изменения древесины *Periploca graeca* (*Asclepiadaceae*) в связи с условиями обитания // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 675—682.

Хржановский В. Г. *Rosa gracilipes* Chrshan. — новый вид флоры советского Дальнего Востока // Бот. матер. гербария БИН АН СССР. 1951. Т. 14. С. 187—191.

Хржановский В. Г. Розы (Филогения и систематика. Спонтанные виды европейской части СССР, Крыма и Кавказа. Опыт и перспективы использования). М., 1958. 497 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесин. М., 1954. 338 с.

Wheeler E. A., Baas P., Gasson P. E. IAWA list of microscope features for hardwood identification // IAWA Bull. 1989. Vol. 10. N 3. P. 219—314.

SUMMARY

Wood anatomy in the two East Asian species, *Rosa koreana* Kom. (sect. *Cinnamomea* DC.) and *R. gracilipes* Chrshan. (sect. *Pimpinellifoliae* DC.) has been studied. The topographic patterns of the wood tissues in both species are similar. However they differ significantly in the quantitative wood characteristics. In *R. gracilipes* 12 wood parameters have lower quantitative values than in *Rosa koreana* confirming the validity of these species.

УДК 582.29(571.53):5831.526.44 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© И. Н. Урбанавичене

ЭКОЛОГИЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА *ABIES SIBIRICA* В ЮЖНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ

I. N. URBANAVICHENE. ECOLOGY OF EPIPHYTIC LICHENS GROWING ON *ABIES SIBIRICA* ALONG THE SOUTH OF BAIKAL

Байкальский заповедник
Пос. Танхой
Поступила 30.06.1999

Рассмотрены особенности экологии эпифитных лишайников, заселяющих стволы *Abies sibirica* в Южном Прибайкалье. Приводятся экологические характеристики отдельных видов лишайников, связан-

ные с их реакцией на изменение режима затенения, увлажнения, глубину снегового покрова. Обсуждаются вопросы минерального питания лишайников, произрастающих на пихте.
Ключевые слова: эпифитные лишайники, *Abies sibirica*, Южное Прибайкалье.

Наибольшим видовым разнообразием эпифитных лишайников в Южном Прибайкалье выделяется пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). На ней обнаружено 165 видов из 57 родов (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998).

Целью исследований является изучение основных экологических особенностей и видового состава эпифитных лишайников, произрастающих в Южном Прибайкалье на пихте сибирской. Основные задачи изучения экологии лишайников решались в ходе экспериментальных работ путем изучения особенностей распределения по высотному профилю, характера произрастания на стволе, а также анализа условий минерального питания. Видовой состав эпифитных лишайников изучался в ходе экспедиционных маршрутов в горно-таежных лесах северного макросклона хр. Хамар-Дабан.

Материалы и методика

Исследования проводились в 1992—1994 гг. на 10-километровом трансекте в долине р. Осиновки Мишихинского лесничества Байкальского биосферного заповедника (табл. 1). В различных ассоциациях пихтового леса, примерно через каждые 100 м набора высоты над ур. м., были заложены 8 пробных площадей (далее — ПП) по 400 м^2: от границы заповедника на побережье оз. Байкал (примерно 470 м над ур. м.) до границы распространения леса (1600—1700 м над ур. м.). На каждой площади проведены геоботанические и лихенолористические описания. Обследовано по 15 деревьев в возрасте около 120—140 лет на каждой площади. На стволах приблизительно равного диаметра (28—30 см) на уровне груди и у основания ствола (1.3 и 0.2 м от земли соответственно), со стороны максимального обилия лишайников, с помощью квадрат-сетки (20 × 20 см), в квадратных сантиметрах была измерена площадь талломов каждого лишайника. Вертикальное распределение лишайников по стволам рассматривалось на свежих ветровальных деревьях.

На ПП на высотах 670 и 1250 м над ур. м., а также в нижнем течении р. Осиновки Юбилейного лесничества Байкальского биосферного заповедника, отобраны пробы дождевых, стволовых и кроновых вод с деревьев для общего гидрохимического анализа. На временны́х метеопунктах (на высоте 670 и 1250 м над ур. м.) с помощью самописцев (гигрографов и термографов) получены данные хода среднесуточных

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика пробных площадей (ПП), заложенных на модельном профиле в долине р. Осиновка Мишихинская

№ п/п	Тип пихтового леса	Высота над ур. м., м	Экспозиция и крутизна склона	Состав древостоя	Средняя высота древостоя, м	Сомкнутость полога
1	Папоротниково-зеленомошный	540	сс-з, 5°	8П2К+Е	18	0.8
2	Папоротниково-злаковый	700	сс-з, 5°	8П2К+Е	20	0.6
3	Чернично-злаковый	800	з-сз, 8°	9П1К	19	0.7
4	Чернично-зеленомошный	900	с-з, 10°	9П1К	19	0.6
5	»	1000	с-з, 15°	9П1К	15	0.5
6	Парковый вейниково-разнотравный	1200	с-з, 17°	9П1К	13	0.4
7	Баданово-злаковый	1300	з-сз, 40°	8П1К1Б	10	0.3
8	Субальпийский разнотравный	1500	з-сз, 25°	8П1К1Б	8	0.3

показателей атмосферной влажности и температуры. С помощью люксметра измерена интенсивность освещения у оснований стволов на высоте 1.3 м.

На каждой ПП в течение 1987—1994 гг. в период максимального снегонакопления (февраль—март) проведены замеры глубины снегового покрова.

При изучении особенностей минерального питания эпифитных лишайников и кислотности коры пихты использованы ранее разработанные методики (Barkman, 1958; Нильсон, 1989). Со стволов равномерно по всей их окружности отобраны пробы верхнего слоя коры (1—1.5 мм толщ.) на высоте 1.3—1.5 м. Кислотность коры определена согласно методикам, апробированным в Таллинском ботаническом саду (Мартин, 1982; Нильсон, 1989). Образцы коры в воздушно-сухом состоянии измельчались и экстрагировались в свежей дистиллированной воде (в пропорции 2 г коры на 40 мл воды) в течение 2 ч на встряхивателе (почвенном ротаторе). Замеры кислотности проведены без фильтрации с помощью лабораторного pH-метра-милливольтметра pH-673М.

Пробы водных экстрактов коры, дождевых стоков со стволов пихты и атмосферных осадков обработаны принятыми в практике гидрохимических анализов методами фотоэлектрокалориметрии и атомной абсорбции на базе Лимнологического института СО РАН г. Иркутска и частично в Институте экотоксикологии (ИЭТ, г. Байкальск Иркутской обл.).

Обработка основной части гербарного материала проведена в Лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН.

Результаты и обсуждение

Видовой состав лишайников

Видовой состав лишайников, произрастающих на пихте, охватывает до 50 % всех эпифитов Южного Прибайкалья. В основном среди лишайников, обитающих на пихте, доминируют виды, характерные для бореальной зоны. В некоторых ассоциациях черневых пихтовых лесов активны и неморальные виды лишайников. Спектр ведущих семейств включает *Parmeliaceae* (51 вид), *Lecanoraceae* (16), *Pertusariaceae* (13), *Physciaceae* (12). Далее представлен выявленный нами видовой состав лишайников эпифитов пихты с учетом отдельных работ (Титов, 1985; Рандлане, Сааг, 1992). Названия лишайников даны по R. Santesson (1993).

Allocetraria oakesiana (Tuck.) Randlane et Thell, *Amandinea punctata* (Hoffm.) Coppins et Scheid., *Anisomeridium biforme* (Borrer) R. C. Harris, *Arthonia radiata* (Pers.) Ach., *Arthopyrenia grisea* (Schleich.) Körb., *A. punctiformis* (Pers.) A. Massal., *Arthothelium ruanum* (A. Massal.) Korb., *Bacidia rubella* (Hoffm.) A. Massal., *Bacidina phacodes* (Körb.) Vězda, *Biatora efflorescens* (Hedl.) Erichsen, *B. vernalis* (L.) Fr., *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw., *B. chalybeiformis*(L.) Brodo et D. Hawksw., *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw., *B. lanestris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw., *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *B. simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw., *B. trichodes* (Michx.) Brodo et D. Hawksw., *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd., *B. erubescens* Arnold, *B. griseovirens* (Trun et Borr. ex Sm.) Almb., *B. insignis* «(Naegeli ex Hepp) Th. Fr.», *B. schaereri* De Not., *Calicium adspersum* Pers., *C. lenticulare* Ach., *C. lichenoides* (L.) Schum., *C. trabinellum* (Ach.) Ach., *C. viride* Pers., *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr., *C. cerinelloides* (Erichs.) Poelt, *C. ferruginea* (Huds.) Th. Fr., *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade, *Cetrelia monachorum* (Zahlbr.) W. Culb. et C. Culb., *C. olivetorum* (Nyl.) W. Culb. et C. Culb., *Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr., *C. ferruginea* (Turner et Borrer) Mig., *C. furfuracea* (L.) Tibell, *C. gracillima* (Vain.) Tibell, *C. laevigata* Nadv., *C. stemonea* (Ach.) Müll. Arg., *C. trichialis* (Ach.) Th. Fr., *Chaenothecopsis consociata* (Nadv.) A. F. W. Schmidt, *C. nana* Tibel., *C. pusilla* (Ach.) A. F. W. Schmidt, *C. pusiola* (Ach.) Vain., *C. viridialba* (Krempelh.) A. F. W. Schmidt, *Chrysothrix chlorina* (Ach.) J. R. Laundon, *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng., *C. coniocraea* (Flörke) Spreng., *C. digitata* (L.) Hoffm., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. macilenta* Hoffm. subsp. *bacillaris* (Genth) Schaer., *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *Collema subnigrescens* Degel., *Cyphelium inquinans* (Sm.) Trevis., *C. lucidum* (Th. Fr.) Th. Fr., *C. tigillare* Ach., *Evernia esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz, *E. mesomorpha* Nyl., *Flavoparmelia caperata*(L.) Hale, *Graphis scripta* (L.) Ach., *Haematomma ochroleucum* (Neck.) J. R. Laundon, *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevis., *Hypogymnia austerodes* (Nyl.) Räsänen, *H. bitteri* (Lynge) Ahti, *H. farinacea* Zopf, *H. physodes* (L.) Nyl., *H. pseudophysodes* (Asahina) Rassad., *H. subnundata* (Oxner) Rassad., *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *H. vittata* (Ach.) Parrique, *Imshaugia aleurites* (Ach.) S. L. F. Meyer, *Japewia tornoënsis* (Nyl.)

Tonsberg, *Lecanora albella* (Pers.) Ach., *L. argentata* (Ach.) Malme, *L. cadubriae* (A. Massal.) Hedl., *L. cateilea* (Ach.) A. Massal., *L. chlarotera* Nyl., *L. chloropolia* (Erichsen) Almb., *L. impudens* Degel., *L. intumescens* (Dicks.) Rabenh., *L. leptyrodes* (Nyl.) Niss., *L. pulicaris* (Pers.) Ach., *L. subrubra* Hue, *L. subrugosa* Nyl., *L. symmicta* (Ach.) Ach., *L. varia* (Hoffm.) Ach., *L. vogulorum* Vain., *Lecidea botryosa* (Fr.) Th. Fr., *L. plebeja* Nyl., *L. sphaerella* Hedl., *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel, *Lepraria incana* (L.) Ach., *Leptogium saturninum* (Dicks.) Nyl., *Lobaria isidiophora* Yoshimura, *L. meridionalis* Vain., *L. pulmonaria* (L.) Hoffm., *L. retigera* (Bory) Trevis., *Melanelia elegantula* (Zahlbr.) Essl., *M. exasperatula* (Nyl.) Essl., *M. olivacea* (L.) Essl., *M. septentrionalis* (Lynge) Essl., *M. subaurifera* (Nyl.) Essl., *Mycoblastus alpinus* (Fr.) Th. Fr. ex Hellb., *M. sanguinarius* (L.) Norman, *Nephroma bellum* (Spreng.) Tuck., *N. helveticum* Ach., *N. parile* (Ach.) Ach., *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold, *O. arborea* (Kreyer) Almb., *O. frigida* (Sw.) Lynge, *O. pallescens* (L.) A. Massal., *Opegrapha rufescens* Pers.. *O. vulgata* Ach., *Parmelia saxatilis* (L.) Ach., *P. squarrosa* Hale, *P. sulcata* Taylor, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *P. hyperopta* (Ach.) Arnold, *Peltigera polydactylon* (Neck.) Hoffm., *Pertusaria alpina* Hepp. ex H. E. Ahles, *P. amara* (Ach.) Nyl., *P. carneopallida* (Nyl.) Anzi, *P. cf. reducta* Stirt., *P. hemisphaerica* (Flörke) Erichs., *P. multipuncta* (Turner) Nyl., *P. pertusa* (Weigel.) Tuck., *P. sommerfeltii* (Sommerf.) Fr., *P. trachythallina* Erichsen, *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnr., *Platismatia glauca* (L.) W. Culb. et C. Culb., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Ramalina calicaris* (L.) Fr., *R. dilacerata* (Hoffm.) Hoffm., *R. farinacea* (L.) Ach., *R. pollinaria* (Westr.) Ach., *R. roesleri* (Hochst. ex Schaer.) Hue, *R. thrausta* (Ach.) Nyl., *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold, *R. cinereovirens* (Vain.) Vain., *R. pyrina* (Ach.) Arnold, *R. sophodes* (Ach.) A. Massal., *Sphinctrina turbinata* (Pers. Fr.) De Not., *Stenocybe major* Nyl., *Sticta nylanderiana* Zahlbr., *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch, *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale, *T. ciliaris* (Ach.) Hale, *T. sepincola* (Ehrh.) Hale, *Tuckneraria laureri* (Kremp.) Randlane et Thell, *Usnea cavernosa* Tuck. (incl. subsp. *sibirica* (Ras.) Mot.), *U. filipendula* Stirt., *U. fragilescens* Hav. ex Lynge, *U. glabrata* (Ach.) Vain., *U. glabrescens* (Nyl. ex Vain.) Vain., *U. hirta* (L.) Weber ex H. Wigg., *U. lapponica* Vain., *U. longissima* Ach., *U. scabrata* Nyl., *Usnea subfloridana* Stirt., *Varicellaria rhodocarpa* (Körb.) Th. Fr., *Vulpicida juniperinus* (L.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai, *V. pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai.

Видовой состав изученных эпифитных лишайниковых группировок пихты довольно мало специфичен по сравнению с видовым составом лишайников, обитающих на тополе душистом (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999), и зачастую пополняется видами, приуроченными к другим породам. Это можно объяснить обширным распространением пихты в Южном Прибайкалье, где она занимает разнообразные экотопы, имеет разновозрастный состав древостоев, часто смешанный с лиственными породами. Сравнительно невелико число видов, обнаруженных только на пихте (25 видов), в основном это микролишайники: *Buellia griseovirens*, *Lecanora cateilea*, *Chaenotheca gracillima*, *C. laevigata*, *Chaenothecopsis consociata*, *C. nana*, *C. pusiola*, *C. viridialba*, *Lecanora leptyrodes*, *L. subrubra*, *L. subrugosa*, *Opegrapha rufescens*, *Rinodina cinereovirens*, *Stenocybe major* и др.

Связь распространения лишайников с изменением влажности и освещенности при подъеме в горы

На обследованных площадках в составе эпифитного покрова лишайников на пихте обнаружено 26 видов, из них у основания ствола отмечено 12 видов, на высоте 1.3 м — 23 вида. С подъемом в горы на площадках происходит уменьшение среднего числа видов лишайников накипных и листоватых жизненных форм: накипных — с 6 до 3 видов, листоватых — с 10 до 8. Например, на Хамар-Дабане с подъемом в горы сомкнутость крон изменяется от 80 % на 540 м над ур. м. до 30 % у границы леса на высотах 1200—1250 м над ур. м. (табл. 1), где формируются парковые пихтачи. С высотой увеличиваются освещенность древесных стволов и доступность их ветрам, благодаря чему происходит большее иссушение участков коры с произрастающими там эпифитными лишайниками. У границы леса стволы пихты заселяют виды, обычно отмечаемые в районе исследования как эпилитные (например, *Caloplaca ferruginea*). Суммарное проективное покрытие лишайников (и на основании ствола, и на уровне груди) изменяется от 10—24.3 % на площадях в нижней части профиля до 51.8—70 % на верхних площадях (например, ПП № 7 на высоте 1300 м над ур. м.).

Некоторые эпифитные лишайники достигают своего максимального покрытия на основании стволов деревьев в нижней части профиля (до высоты в среднем не более 900 м над ур. м.). Среди них — *Tuckermannopsis chlorophylla*, *Hypogymnia physodes*, *H. vittata*, *Graphis scripta*, *Cladonia chlorophaea*, *Japewia tornoënsis* (рис. 1). Другие

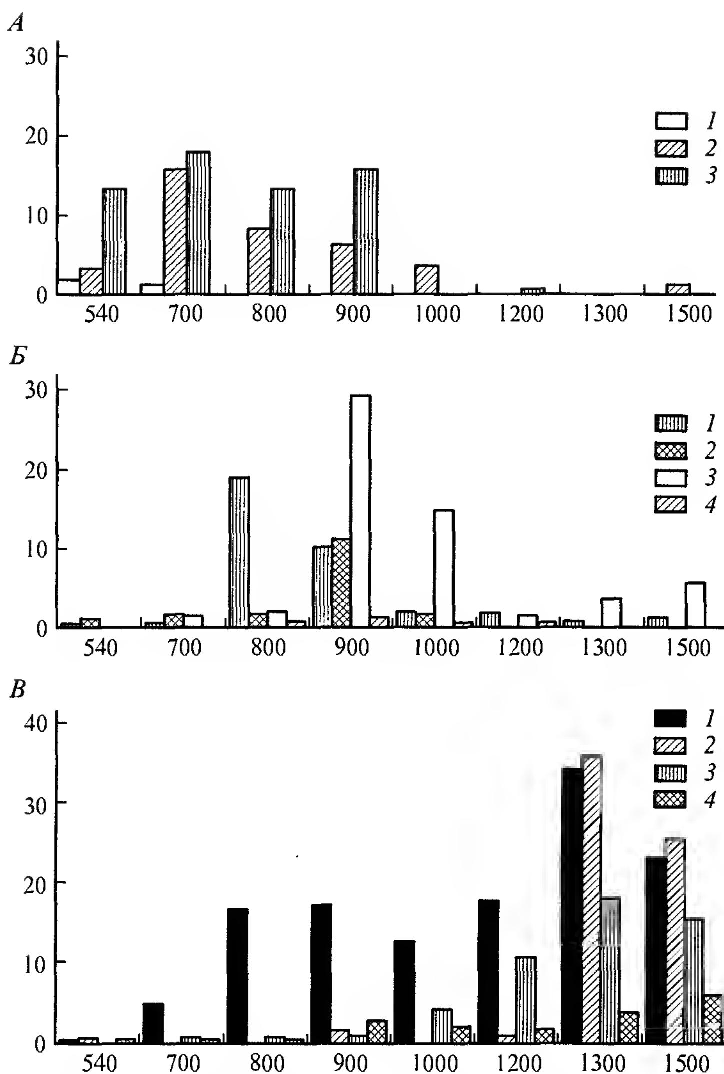


Рис. 1. Изменение проективного покрытия эпифитных лишайников с увеличением высоты над ур. м.

А — виды с максимумом покрытия в нижней части лесного пояса: *1* — *Graphis scripta*, *2* — *Ochrolechia arborea*, *3* — *Parmelia squarrosa*; *Б* — виды с максимумом покрытия в средней части лесного пояса: *1* — *Bryoria furcellata*, *2* — *Hypogymnia vittata*, *3* — *Mycoblastus sanguinarius*, *4* — *Parmeliopsis hyperopta*; *В* — максимум покрытия в верхней части лесного пояса: *1* — *Hypogymnia bitteri*, *2* — *Melanelia olivacea*, *3* — *Parmeliopsis ambigua*, *4* — *Vulpicida pinastri*. По оси абсцисс — высота над ур. м. (м); по оси ординат — проективное покрытие, %.

виды (*Imshaugia aleurites*, *Lecanora chlarotera*, *Ochrolechia arborea*, *Parmeliopsis ambigua*, *Vulpicida pinastri*), напротив, увеличивают свое проективное покрытие с подъемом в горы и достигают своего максимального покрытия на стволах в верхней части профиля (ПП № 5—7 на высотах около 1200—1500 м над ур. м.).

Из видов, растущих на уровне 1.3 м, максимального покрытия в нижней части профиля достигают *Buellia schaereri*, *Graphis scripta*, *Ochrolechia arborea*, *Parmelia squarrosa*. На высотах более 800 м над ур. м. эти виды практически исчезают с площадок.

В описаниях, сделанных на уровне груди, максимальные значения площади проективного покрытия лишайников в верхней части профиля (на 1400—1500 м над ур. м.) отмечены для темноокрашенных видов — *Hypogymnia bitteri*, *Melanelia*

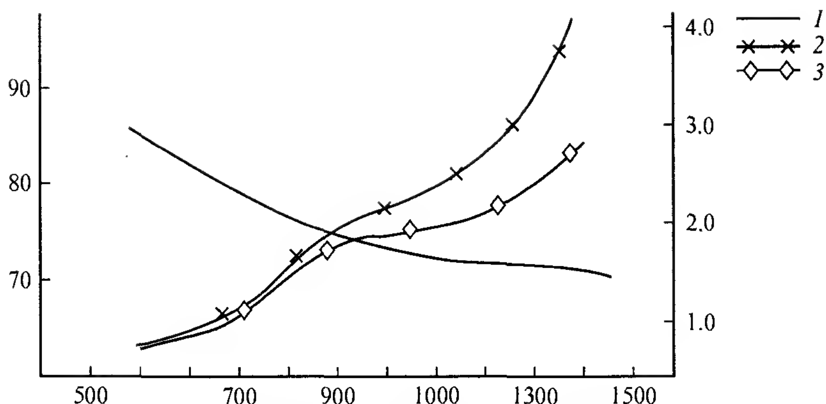


Рис. 2. Освещенность и влажность воздуха на обследованных площадях.

1 — влажность воздуха; *2* — освещенность на 1.3 м высоты ствола; *3* — освещенность у основания ствола (0.2 м). По оси абсцисс — высота над ур. м. (м); по осям ординат: слева — значения относительной влажности воздуха, %; справа — освещенность, тыс. люкс.

olivacea. Это связано, по-видимому, с их способностью благодаря усиленной пигментации верхнего корового слоя противостоять увеличению интенсивности освещения и нагреву, которым подвергаются эпифитные лишайники при изреживании лесного полога с подъемом в горы. В то же время на ПП этого же высотного пояса максимальные значения проективного покрытия выявлены у *Parmeliopsis ambigua* и *Vulpicida pinastri*. Это объясняется их хионофильным характером, так как среднемноголетняя глубина снега на этих площадках достигает максимальных значений выше уровня 1.3 м.

С подъемом в горы площадь проективного покрытия лишайников уменьшается в первую очередь у видов, имеющих тонкий, светлоокрашенный соредиозный, реже изидиозный таллом, например у *Graphis scripta*, *Ochrolechia arborea*, *Parmelia squarrosa* и др. Это можно объяснить, скорее всего, их потребностью в обилии влаги и более благоприятном термическом режиме, как представителей неморального географического элемента.

Усредненные значения показаний люксметра и гигрографов-самописцев использованы для построения графика динамики показателей интенсивности освещения и атмосферной влажности под пологом пихтового леса с подъемом в горы (рис. 2). Сопоставляя полученные данные с данными по изменению площади проективного покрытия эпифитных лишайников (рис. 1), можно выделить области оптимальных значений влажности и освещенности для разных групп лишайников. Например, у *Bryoria furcellata*, *Parmelia sulcata*, *Tuckneraria laureri*, *Usnea subfloridana* наибольшее покрытие наблюдается в зоне «оптимума», в нашем случае при 75 % атмосферной влажности и освещенности около 2 тыс. люкс, которые характерны для площадок средней части профиля (высоты от 900 до 1100 м над ур. м.). Судя по наибольшему проективному покрытию таких видов, как *Buellia schaereri* и *Graphis scripta*, оптимальными для них можно считать минимальные значения освещенности (менее 1 тыс. люкс) и максимальные — влажности воздуха (около 80—90 %).

С подъемом в горы увеличивается проективное покрытие на основании стволов у видов *Lecanora chlarotera*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Vulpicida pinastri* и уменьшается — у видов *Cladonia chlorophaea*, *Tuckermannopsis chlorophylla*. Здесь, вероятно, мы имеем дело не только с чувствительностью видов к интенсивности освещения или иссушения поверхности стволов деревьев, но и с хионофобностью или хионофильностью эпифитных лишайников (Goward, Ahti, 1992). Например, виды рода *Parmeliopsis* достигают максимального покрытия на верхних ПП (1500 м над ур. м.), где глубина снега максимальна благодаря своей хионофильности, а также в связи с уменьшением конкурентной способности со стороны хионофобных видов,

к которым мы относим, например, *Hypogymnia physodes*, *Tuckermannopsis chlorophylla*, представителей родов *Bryoria* и *Usnea*.

Распределение лишайников по высоте ствола

Распределение эпифитных лишайников по высоте ствола связано с воздействием целого ряда абиотических факторов. Например, приуроченностью к определенной зоне ствола и изменением видового состава эпифитные лишайники реагируют на уменьшение влажности и увеличение освещенности, происходящие с подъемом по стволу. Подобное явление отмечено нами и при продвижении в горно-лесном поясе к верхней границе леса — для лишайников, произрастающих на стволах деревьев, увеличивается освещенность и соответственно сухость микроместообитаний. Для заселения эпифитными лишайниками важны также морфоструктурные особенности пихтовой коры — гладкой, довольно тонкой и пористой, быстро впитывающей влагу и легко повреждаемой механически.

В табл. 2 приводятся данные о распределении лишайников по стволу пихты от основания до вершины. В основании ствола (до 0.5 м) обнаружено лишь 7 видов лишайников. Максимального покрытия достигает *Imshaugia aleurites* (поверхность, занятая его талломами, имеет площадь до 75 см^2). Меньшее покрытие имеют *Parme-*

ТАБЛИЦА 2

Распределение эпифитных лишайников по высоте ствола *Abies sibirica*

Виды	Высота ствола				
	до 0.5 м	0.5—2 м	2—5 м	5—10 м	10—15 м
Buellia schaereri		+	+		
Bryoria furcellata		+	+		
B. nadvornikiana		+	+		
Evernia mesomorpha		+	+		
Graphis scripta	+	+			
Hypogymnia bitteri		+	+		
H. physodes		+	+		
H. vittata		+			
Imshaugia aleurites	+				
Japewia tornoënsis		+	+		
Lecanora cadubriae		+	+		
L. chlarotera	+	+			
Melanelia exasperatula			+	+	+
M. olivacea		+	+	+	+
Mycoblastus sanguinarius	+	+			
Ochrolechia arborea	+				
Parmelia squarrosa		+	+		
P. sulcata		+	+	+	+
Parmeliopsis ambigua	+	+			
Tuckermannopsis chlorophylla		+			
T. sepincola			+	+	
Tuckneraria laureri		+	+		
Usnea cavernosa		+	+	+	
U. scabrata		+	+	+	
U. subfloridana		+	+	+	
Vulpicida pinastri	+	+			
Всего видов	7	22	17	7	3

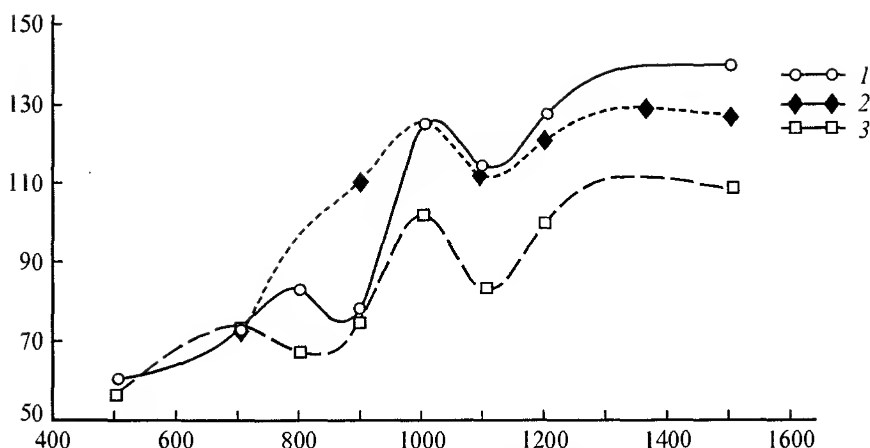


Рис. 3. Распределение *Hypogymnia physodes* и *Parmeliopsis ambigua* по высоте ствола *Abies sibirica* в зависимости от среднемноголетней глубины снега на модельном профиле.

1 — глубина снегового покрова, *2* — нижний предел произрастания *Hypogymnia physodes*, *3* — высота подъема по стволу *Parmeliopsis ambigua*. По оси абсцисс — высота над ур. м. (м); по оси ординат — высота ствола, см.

liopsis ambigua (35—40 см²), *Ochrolechia arborea* (30—35 см²) и *Lecanora chlarotera* (до 12 см²).

Виды, произрастающие в нижней части ствола, большей частью имеют таллом узколопастный либо накипной жизненной формы, светлую окраску, склонны к соредиеобразованию. Основными причинами этого могут быть как постоянно высокая влажность приземного слоя воздуха, так и незначительная освещенность (порядка 400—600 люкс, что составляет 20—25 % от освещенности на открытой поляне, измеренной в полдень в солнечную погоду), а также длительность нахождения (до 7—8 мес) нижней части ствола под снегом (в целом с более высокой влажностью на этом уровне ствола).

С подъемом по стволу дерева (до 1.5—2 м) виды, имеющие ближе к основанию наибольшее покрытие (*Imshaugia aleurites*, *Ochrolechia arborea*), исчезают, а у *Parmeliopsis ambigua* проективное покрытие сокращается почти в 4 раза (до 10 см²). Лишь *Lecanora chlarotera* и *Mycoblastus sanguinarius* сохраняют свои позиции. На этой высоте произрастают в основном листовые и кустистые лишайники. Максимальное покрытие характерно для *Hypogymnia physodes* (до 40 % от всех видов, обитающих на данной высоте) и *H. bitteri*. Здесь же с небольшим обилием произрастают виды с кустистыми талломами из родов *Usnea* и *Bryoria* (не достигающие больших размеров). Именно на этом участке ствола проявляется максимум разнообразия видов лишайников (22 вида, или 85 %).

До высоты 5 м сохраняется большинство лишайников с нижних уровней, исчезают лишь обитающие в самом основании. Максимальное обилие имеют лишайники с кустистыми талломами *Bryoria furcellata*, *B. nadvornikiana*, *Usnea cavernosa* subsp. *sibirica*, *U. subfloridana* (суммарное покрытие которых на стволе часто достигает 100 %). Все виды *Usnea* поднимаются вверх по стволу до 10 м; большинство же видов до такой высоты не распространяется.

При измерении относительной влажности воздуха в кроне деревьев установлено, что максимальное значение наблюдается на высотах до 5 м. Виды, произрастающие на этих высотах, видимо, можно отнести к группе с максимальной потребностью в увлажнении и средней — в освещении. Выше по стволу влажность воздуха уменьшается, а интенсивность освещения становится максимальной. Последняя, по-видимому, является ограничивающим фактором практически для всех видов со средней потребностью в освещении. На участке выше 10 м число видов на поверхности ствола и немолодых ветвей сокращается до 3 — *Melanelia exasperatula*, *M. olivacea*, *Parmelia sulcata*. Заметно увеличивается покрытие у темноокрашенных, плотно прилегающих

ТАБЛИЦА 3

Концентрация ионов и кислотность стоков дождя со стволов и водного экстракта коры пихты, мг/л

Тип проб	Ионы							Всего	pH
	SO_4^{2-}	Cl^-	NH_4^+	K^+	Na^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}		
Стволовой сток	8.06	4.66	8.97	17.67	3.67	3.61	4	50.64	4.8
Экстракт коры	7	21.14	23.2	28.59	1.82	5.5	11	98.25	4.3—5.6

к коре, видов меланелий именно в этой зоне ствола (ближе к вершине пихты), где условия существования являются экстремальными для остальных эпифитных лишайников (при интенсивности освещения до 30—40 тыс. люкс, минимальной влажности коры и воздуха, наибольшей доступности ветрам).

На стволе пихты можно выделить следующие условия по наличию лишайников:

— зона *Imshaugia-Parmeliopss* — основание ствола (0—0.5(0.7) м от земли);

— зона *Hypogymnia* — часть ствола от 0.5(0.7) до 2(3) м;

— зона *Usnea-Bryoria* — нижняя и средняя части кроны на высоте от 2 до 10 м;

— зона *Melanelia* — верхняя часть кроны с высоты от 10 м и выше.

Заметное влияние на распределение эпифитных лишайников по высоте ствола оказывает глубина снежного покрова (рис. 3). Отмечена довольно четкая зависимость: с увеличением глубины снега *Parmeliopsis ambigua* может подниматься по стволу до 1.3 м, а *Hypogymnia physodes*, напротив, не опускается ниже среднемноголетней глубины снега больше чем на 20—25 см. Таким образом, поведение хионофобных и хионофильных видов может с относительной точностью служить индикатором среднемноголетней глубины снега.

Минеральное питание лишайников пихты

Гидрохимический анализ стоков дождевой воды со стволов и водных экстрактов верхнего слоя коры пихты (табл. 3) показал, что растворы, поступающие с дождевыми стоками к эпифитным лишайникам пихты, имеют калийно-аммонийно-сульфатный характер и среднее значение pH 4.8 (4.3—5.6).

Водный экстракт коры пихты имеет довольно высокую суммарную концентрацию водорастворимых веществ — 98.25 мг/л. Она сравнима с тем же показателем для тополя душистого (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999) и является максимальной среди изученных нами хвойных пород (*Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Pinus silvestris*). В водных экстрактах коры пихты по сравнению с корой других хвойных отмечены и максимальные концентрации таких ионов, как K^+, NH_4^+, Cl^-, Mg^{2+}.

Для лишайников, заселяющих стволы и ветви пихты, имеют большое значение как богатство питательными веществами, так и широкий диапазон варьирования кислотности коры. Основная часть видов, встреченных на пихте, является ацидофилами, но отмечены и некоторые нейро- и нитрофильные виды, например *Caloplaca cerina*, *C. ferruginea*, *Collema subnigrescens*, *Leptogium saturninum*, *Pertusaria amara*, *Physcia aipolia*.

Высокая концентрация водорастворимых веществ может служить показателем «богатой» коры (Barkman, 1958) и в какой-то степени объясняет значительное видовое разнообразие эпифитных лишайников, заселяющих ее стволы.

Заключение

Видовой состав эпифитных лишайников *Abies sibirica* (165 видов) в Южном Прибайкалье отличается значительным богатством, превосходя по этому показателю *Populus suaveolens* (149 видов). Небольшое число специфичных только для этой

породы видов (25) может быть объяснено широким распространением пихтовых и пихтово-кедровых лесов в северной части Хамар-Дабана.

При изучении особенностей распределения эпифитных лишайников по высотному профилю и характера произрастания на стволе пихты выделяются экологические группы видов по отношению к абиотическим условиям произрастания на стволе, предпочитающие определенные уровни освещения и влажности. Можно отметить группы светолюбивых и хионофобных видов эпифитных лишайников, теневыносливых (либо тенелюбивых) хионофильных видов, поведение которых служит надежным индикатором определенных абиотических условий. Например, особенности распределения по высоте ствола *Parmeliopsis ambigua* и *Hypogymnia physodes* являются в южнобайкальском регионе довольно точным показателем среднемноголетней глубины снега.

Активное заселение стволов и ветвей деревьев видами *Melanelia exasperatula*, *M. olivacea*, *Tuckermannopsis sepincola* и некоторыми другими указывает на высокую освещенность местообитаний.

Анализ условий минерального питания лишайников пихты показал, что *Abies sibirica* можно отнести к породам с «богатой» корой (Barkman, 1958), по сравнению с другими представителями хвойных.

Благодарности

Приношу искреннюю благодарность коллегам, участвовавшим в проведении полевых и камеральных исследований, обсуждении представленных выше материалов, — Х. Х. Трассу, Т. В. Рандлане, Н. С. Голубковой, Т. Ахти, И. И. Макаровой, А. В. Пчелкину, Э. Байбакову, Т. В. Ходжер, Р. П. Лосевой, Г. В. Буевич, А. Ю. Григорьеву, Г. П. Урбанавичюсу, а также администрации Байкальского биосферного заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мартин Ю. Л. Лихеноиндикация состояния окружающей среды // Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Таллин, 1982. Ч. 1. С. 27—47.

Нильсон Э. М. Биогеохимическая экология эпифитных лишайников в условиях загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1989. 16 с.

Рандлане Т. В., Сааг А. Ю. Род *Cetrelia* Culb. et Culb. в Советском Союзе // Нов. сист. низш. раст. СПб., 1992. Т. 28. С. 118—134.

Титов А. Н. Порошкоплодные лишайники Баргузинского и Байкальского заповедников // Нов. сист. низш. раст. Л., 1985. Т. 22. С. 191—196.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники Байкальского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1998. Вып. 68. 53 с.

Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Лишайники на *Populus suaveolens* (*Salicaceae*) в Южном Прибайкалье // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 30—44.

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. 628 p.

Goward T., Ahti T. Macrolichens and their zonal distribution in Wells Gray Provincial Park and its vicinity, British Columbia, Canada // Acta Bot. Fenn. 1992. Vol. 147. P. 1—60.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

165 species of epiphytic lichens growing on *Abies sibirica* Ledeb. in Southern Baical region. The general ecological characteristics of the lichens are given. The objectives of the study are: the location of lichens on a tree; the mineral components and pH of the bark; the distribution of epiphytic lichens along different mountain belts which is limited by change of light intensity and humidity; the snow cover level.

Presumably, the vertical species distribution on a tree and in mountains is a reflection of changing light intensity and humidity. There are photophilic lichens, for example, *Melanelia olivaceae*,

M. exasperatula. These species inhabit apical canopy of *Abies sibirica*. Some species could be used as indicators of average snow depth in this region. *Parmeliopsis ambigua* and *P. hyperopta* seem to be chionophilic species. Foliose and fructicose lichens *Hypogymnia physodes*, *Usnea longissima*, *U. scabrata*, *U. subfloridana*, *Bryoria fuscescens* and *B. furcellata* do not occur below the snow cover level and seem to be chionophobic species. Most epiphytic lichens inhabiting *Abies sibirica* are acidophilic species. The lichens inhabit the conifers (with the bar pH = 3.1–4.2–5.6): *Picea obovata*, *Pinus sibirica* and *Larix sibirica*.

УДК 581.526 : 837.2 : 34.29 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© И. А. Смирнов, Е. М. Литвинова

ДУБОВЫЕ ЛЕСА В XVIII ВЕКЕ НА СОВРЕМЕННОЙ ТЕРРИТОРИИ НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ ПО АРХИВНЫМ ДАННЫМ

I. A. SMIRNOV, E. M. LITVINOVA. ARCHIVE DATA ON OAK FORESTS GROWING IN XVIII CENTURY ON THE TERRITORY OF THE MODERN NOVGOROD REGION

Новгородский государственный университет
г. Великий Новгород
e-mail: efi@novgorod.net
Поступила 24.01.2000

Методами исторического анализа уточнены конкретные места произрастания дубовых лесов на территории Новгородской обл. в 1-й трети XVIII в. Приведены исторические документы, содержащие сведения о распространении и качестве корабельных лесов, описаниях сплавных путей, способах хозяйственного использования широколиственных древесных пород. Наибольшие площади широколиственные леса занимали в Приильменье, Пришелонье, на склоне Валдайской возвышенности. Для 32 участков определено современное географическое местоположение, построена картосхема распределения. Представлены также сведения о размерных показателях деревьев дуба в 1-й трети XVIII в.

Ключевые слова: широколиственные леса, растительность, архивные материалы, дуб, корабельные леса, распространение, деревья, размерные показатели.

Широколиственные леса в Восточной Европе в прошлые века занимали более широкий ареал, чем в настоящий момент (Смирнов и др., 1990, 1994). Они далеко заходили на север и были характерны для северо-запада России (Борисова, 1934; Комаров, 1961). Выявление конкретной локализации этого типа растительности в разные временные периоды на территории Новгородской обл. — цель данной работы.

Исследования состава растительности в доисторический и раннеисторический периоды принято проводить методами палинологии (Нейштадт, 1957). На территории северо-запада Русской равнины к настоящему времени изучено очень много разрезов межморенных отложений Валдайского оледенения (Последний..., 1969). В том числе к ним относятся 3 скважины на территории Новгородской обл.: № 509 у реки Полометь близ г. Валдая, скважина № 9 у станции Дворец, севернее пос. Крестцы, а также скважина № 55 у селения (хутор) Эдази, восточнее Новгорода. В составе древесной растительности здесь обнаружены *Quercus* sp., *Tilia cordata*, *Acer* sp., *Ulmus* sp., *Ulmus campestris*, *Carpinus betulus*.

Создать представление о расположении и видовом составе лесных участков в историческое время позволяют топонимические методы. Так, Е. Л. Любимова и Э. М. Мурзаев (1964) на Валдайской возвышенности выявили более 100 топонимов, связанных с таким широколиственным видом, как дуб. Все они сосредоточены на западном, сильно расчлененном склоне Валдайской возвышенности, как правило на верхушках моренных холмов и гряд. В сводке С. А. Дыренкова и А. Н. Авдеева «Прошлое и настоящее широколиственных лесов Новгородской области» (1989) на основе данных топонимики делается вывод о распространении дубрав и в низменной части Новгородской обл.; здесь они встречаются в долинах рек — поймах и низких

речных террасах. И. Н. Вязинин (1963) приводит названия населенных пунктов, связанных с широколиственными породами, на южной и юго-западной части Приильменья. К сожалению, топонимические данные не несут информации о точном времени произрастания широколиственных лесов.

Ценнейший хронометрированный материал дают археологические раскопки, однако эти исследования, проведенные на ограниченной территории, имеют случайный характер. Так, при анализе материалов археологических раскопок в Новгороде накоплены многочисленные данные о том, что в IX—X вв. дуб здесь являлся основным строительным материалом, особенно для капитального строительства («Труды Новгородской археологической экспедиции», разные годы).

Наконец, начиная с XII в., сведения о составе и использовании древесной растительности сохраняются в письменных источниках разного рода: летописях, уставах, расходных книгах, жалованных грамотах, уложениях, писцовых книгах, личных архивах, актах и др. Однако в этих документах сведения о лесах рассредоточены, незначительны по объему и трудно выявляются.

В начале XVIII в. в связи с развернувшимся строительством Российского корабельного флота впервые была поставлена задача исследования корабельных лесов, появились специальные инвентаризационные документы. Они представляют большой интерес для целенаправленного изучения распределения и состава древесной растительности в прошлом. Но, несмотря на наличие таких источников, до сих пор не было сделано выборки, касающейся расположения широколиственных лесов на территории Новгородской обл. Данная работа посвящена восполнению этого пробела.

В Российском государственном историческом архиве (РГИА) и в фондах Российской национальной библиотеки (Эрмитажный фонд РНБ) нами было просмотрено 14 единиц хранения, отобранных по наличию сведений о лесах Новгородской обл. В основном это сводные описи XVII—XIX вв., карты, а также различные деловые документы того времени. Наиболее информативными оказались «Генеральный атлас, сочиненный из имеющихся при адмиралтейской чертежной разных годов описей всякого рода лесам 1782 года» (1782) и «Дело об обозрении и описании лесов Новгородской губернии» (1842). По сути это первые специально собранные и оформленные описания состояния лесной растительности северо-запада России.

Из указанных выше источников мы тщательно отобрали сведения о распространении и качестве произрастающих в то время корабельных широколиственных лесов Новгородской губернии, описания сплавных путей, способов хозяйственного использования широколиственных древесных пород. Частично эти данные представлены в табл. 1.

Собранный материал о расположении корабельных дубрав в XVIII в. мы перенесли на современную топографическую основу. При переносе возникли некоторые трудности. Во-первых, Новгородская земля прошла длительную историю формирования своих границ и административных подразделений. Во-вторых, расположение участков, упомянутых в архивных материалах, ориентировано по отношению к населенным пунктам того времени, большинство из которых давно не существует. Поэтому мы использовали 2 приема для построения карты. С одной стороны, опирались на сведения о реках, годных к сплаву деревьев, и расстоянии до этих рек в верстах, имеющиеся в «Генеральном атласе...». При этом учитывались и отмеченные составителем в картах атласа области, занимаемые широколиственными корабельными лесами. Таким образом, расположение лесных участков мы привязывали к гидрологической сети, как к наиболее устойчивому географическому элементу. Результатом стала схема распределения широколиственных пород на территории Новгородской обл. в XVIII в. (рис. 1).

Как видно из рис. 1, дуб был распространен в юго-западном Приильменье (в современных Шимском, Солецком, Старорусском, Холмском, южной части Новгородского районах). Эта часть области отличается теплым, достаточно влажным климатом и широким распространением дерново-карбонатных почв. Также дубравы

ТАБЛИЦА 1

Характеристики некоторых участков корабельных широколиственных лесов Новгородской губернии в 1-й трети XVIII в. по данным Ф. Г. Фогеля (Генеральный атлас..., 1782)

№ выписки	При каких местах, в чьих дачах, каких помещиков и прочих обывателей	Какого лесу и сколько деревьев	Длина	Толщина	По каким рекам сплав
3	При погосте Боровском около р. Полы, от р. Ларенки, невелико расстояние, около деревень Ларения, Лутавня, Пресляния	1 тыс. Дубового, по 1 тыс. клену, ясеню, ильму, вязу	Дубов от 2 до 3.5 сажень до сучья	Лес от 6 до 10 вершков	Полою рекой в Ильмень озеро и в Петербург
7	В даче Новгородского Архиерея, что ныне Дворцовая Полость Семеновская при д. Угладь, Ямницы на поемных местах	1500 Дубового	От 3 до 4 сажень до сучья	От 9 до 18 вершков	Сплав по пути до р. Поломети к Пашенке Дубянке не далее 5 верст от онаго и в Петербург
8	При погосте Черенчевско Воставня Чижева и дача Якова и Алексея Мусиных-Пушкиных при д. Осиновец примером	60 Дубового	От 2 до 4 сажень до сучья	От 11 до 14 вершков	От сплавного пути в реке Волмы не далее в 3 верстах
14	Рек Сытинки, Хухринки, Веряши, Хвошни, Масты и около оз. Ильменя в устье р. Меты до р. Масты и до устья Полы в разных дачах помещиков на поемных местах и к ботовому делу примерно	4 тыс. Дубового	От 10 до 20 сажень	От 4 до 20 вершков	Сплав в Ильмень озеро и в Петербург
18	При погосте Холмовском на Луковых островах около р. Шульга по обе стороны в дачах Ивана и Бориса Шаховских мачтового дубового лесу	3 тыс. Дубового	От 5 до 35 футов	От 6 до 21 дюймов	От р. Волать в 4 верстах
21	При погосте Пужанке Торопецком и Холмовском уездах круче оз. Сужна	1 тыс. Дубового	От 6 до 35 футов	От 8 до 20 дюймов	В р. Тутер до 20 верст

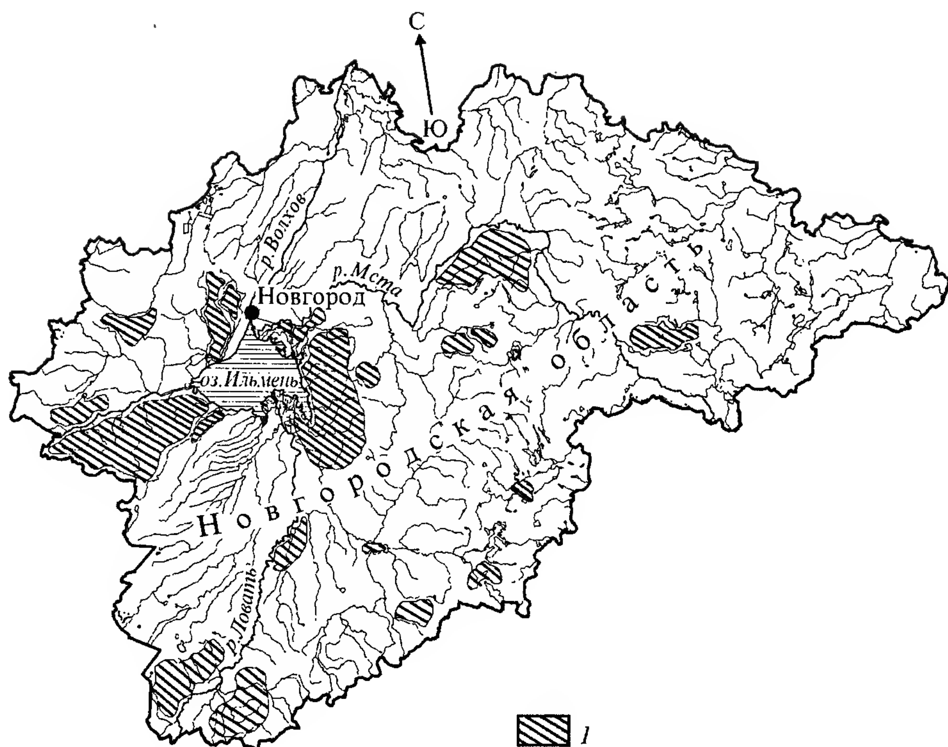


Рис. 1. Распространение широколиственных лесов на территории Новгородской обл. в 1-й половине XVIII в. (*1*).

Картосхема составлена на основе данных Ф. Г. Фогеля и др. (Генеральный атлас..., 1782).

располагались и по южной части склона Валдайской возвышенности, до левого берега р. Мсты. Возможно, они занимали вершины склонов, а также склоны с южной и близкой к ней экспозицией.

Местоположение для большинства корабельных широколиственных лесов нам удалось определить более точно с использованием «Карты Пятин Новгородских...» (1853), содержащей более детальную географическую информацию. В результате нами составлена картосхема распределения участков широколиственных лесов (рис. 2). На ней также отражено указанное в описи «Генерального атласа...» количество корабельных деревьев широколиственных пород в каждом из участков.

ТАБЛИЦА 2

Размерные показатели деревьев дуба некоторых участков корабельных широколиственных лесов Новгородской губернии в 1-й трети XVIII в. по данным Ф. Г. Фогеля (Генеральный атлас..., 1782)

Параметры корабельных деревьев	Средние значения	Максимальные значения
Расстояние от комля до крупных сучьев, м	9.2± 1.3	21
Диаметр, см	58.9 ± 3.8	88
Высота, м	Нет данных	52.5

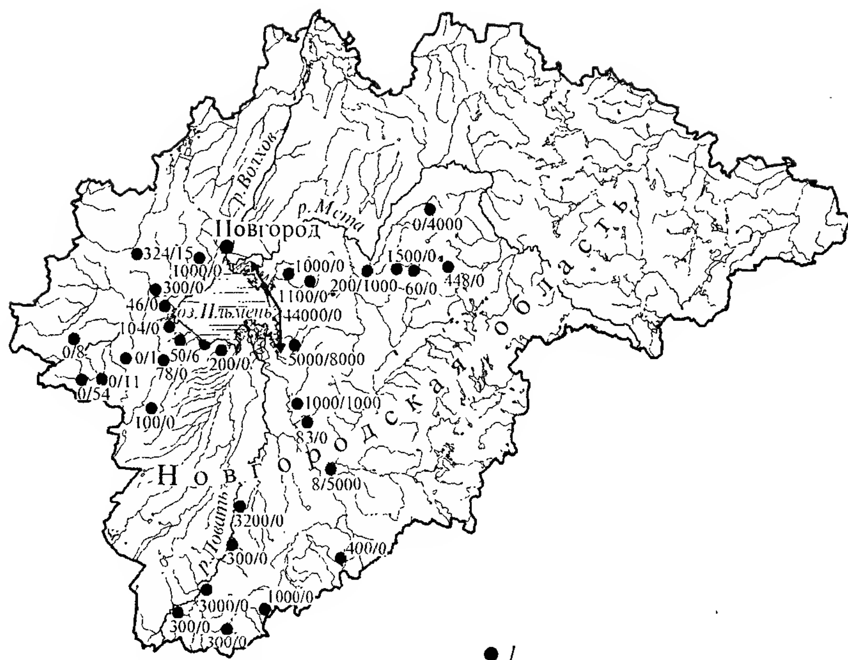


Рис. 2. Местоположение корабельных широколиственных лесов на территории Новгородской обл. в 1-й половине XVIII в.

В числителе дроби — число корабельных деревьев дуба, в знаменателе — прочих широколиственных деревьев (клен, ясень, ильм, вяз).

В «Генеральном атласе...» для Старорусского и Холмовского уездов и Бежецкой и Деревской пятин Новгородской губернии неоднократно приводятся размерные показатели деревьев широколиственных пород. Мы обработали эти сведения для дуба и получили следующие средние параметры (табл. 2), меры приведены в соответствии с современной метрической системой.

Следует учитывать, что при исследовании и описании участков широколиственных лесов на предмет выявления корабельных деревьев «таксаторами» в XVIII в. выбирались наиболее крупные, высокоствольные деревья. Сплошных количественных перечетов, очевидно, не делалось. Тем не менее представленные характеристики позволяют получить представление о произраставших в широколиственных лесах деревьях.

В результате проведенной работы выявлено, что наибольшие площади широколиственных лесов в 1-й трети XVIII в. находились в Приильменье, Пришелонье и на склоне Валдайской возвышенности (рис. 2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. П. Некоторые данные о дубе на северо-западе Ленинградской области (б. Кингисеппский у. Ленинградской губ.) // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Вып. 1. Л., 1934. С. 179—185.

Вязинин И. П. Южное Приильменье. Новгород, 1963. 163 с.

Генеральный атлас, сочиненный из имеющихся при адмиралтейской чертежной разных годов описей всякого рода лесам 1782 года. Российская национальная библиотека. Фонд Эрм. 610.

Дело об обозрении и описании лесов Новгородской губернии. В отделение Первого департамента Государственных имуществ. 21 июня 1842 года. С возвращением описаний лесов, составленных по некоторым уездам Новгородской губернии подполковником Ковальским

Российский Государственный Исторический архив. Фонд 387. Опись 1. Дело № 519. Год 1841—1860.

Дыренков С. А., Авдеев А. Н. Прошлое и настоящее широколиственных лесов Новгородской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 89—94.

Карта Пятин Новгородских в 16 веке с показанием в них городов и погостов. Составлена К. Неволиным. С.-Петербург, 1853.

Комаров В. Л. Происхождение растений. М., 1961.

Любимова Е. Л., Мурзаев Э. М. Топонимические свидетельства географических условий прошлого Русской равнины // Современные проблемы географии. М., 1964. С. 303—309.

Нейштадт М. И. История лесов и палеография СССР в голоцене. М., 1957. 214 с.

Последний ледниковый покров на Северо-Западе европейской части СССР. М., 1969. С. 71—73, 217.

Смирнова О. В. и др. Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994.

Смирнова О. В. и др. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино, 1990.

SUMMARY

A research in the Russian State History Archives and in the archives of the Russian National Library has been made with the special attention to the inventory documents on ship-building oak forests that had grown on the territory of modern Novgorod Region. It allowed to define more precisely the sites of oak forests at the beginning of XVIII century (figs. 1, 2). This information is compared with the modern distribution of oak forests in Novgorod Region.

УДК 581.524.34 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© Е. М. Копцева, О. И. Сумина

РАСТЕНИЯ ТЕХНОГЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ НА ТРАССЕ СТРОЯЩЕЙСЯ ЖЕЛЕЗНОЙ ДОРОГИ (ЮЖНЫЙ ЯМАЛ)

E. M. KOPTSEVA, O. I. SUMINA. PLANTS OF ANTHROPOGENIC AND NATURAL HABITATS ALONG THE RAILWAY UNDER CONSTRUCTION (SOUTHERN YAMAL)

Санкт-Петербургский государственный университет
E-mail: koptseva@iobox.com
тел. (812) 3281472
Поступила 15.11.1999
Окончательный вариант получен 19.04.2000

Изучен видовой состав растительности техногенных (ТМ) и естественных (ЕМ) местообитаний в окр. ст. «143» км железной дороги «Обская-Бованенково», насчитывающий 169 видов сосудистых растений, 80 мхов и 86 лишайников. Показано, что около 50 % видов района (включая споровые) обладают способностью поселяться на ТМ. Из сосудистых растений исключительно на ЕМ и ТМ встречались соответственно 30 и 14 видов, общими были 125 видов. Предложен метод ранжирования проективного покрытия видов, на основании которого выделены 4 группы видов с разной ценотической ролью в сообществах ЕМ и ТМ. Наибольшую ценотическую значимость на ТМ имеют виды, которые в ненарушенных сообществах не достигают заметного обилия. Проведено сравнение видового состава растительности карьеров и сообществ тундр, аналогичных разрушенным при создании карьеров. На каждом из 5 обследованных карьеров было отмечено от 8 до 25 видов сосудистых, встречающихся в пограничных «первичных» тундрах.

Ключевые слова: Крайний Север, Ямал, техногенные местообитания, карьеры, антропогенная растительность, флора, видовой состав.

Освоение ресурсов Севера России неизбежно приводит к нарушению значительных территорий. Самовосстановление тундровых экосистем начинается с восстановления растительного покрова. Потенциальное преимущество при колонизации тех-

ТАБЛИЦА 1

Некоторые характеристики обследованных карьеров

Характеристики	№ карьера				
	К 1	К 2	К 3	К 4	К 5
Размер карьера, га	5	7	1.5	5	7
Возраст карьера, лет	5	5	7	5	5
Субстрат	к—щ	к—щ	п—гр	гр—п	гр
Высота над ур. моря, м	140	180	60	70	60
Положение в рельефе	скл	скл	тер	вод	вод
Число описаний	28	20	19	18	22

Примечание. к — камни, щ — щебень, п — песок, гр — гравий, скл — горный склон, тер — озерная терраса, вод — водораздельный увал.

ногенных местообитаний (ТМ) принадлежит видам-аборигенам из ненарушенных сообществ, непосредственно примыкающих к техногенным участкам.

Однако формирующиеся при этом антропогенные группировки (АГ) резко отличаются от сообществ, существовавших на этом месте до нарушения.

Цель работы — выявление видов из ненарушенных (естественных) местообитаний (ЕМ), участвующих в первичном заселении свободных техногенных субстратов, проведение сравнительного анализа видового состава АГ начальных стадий восстановления и сообществ окружающих ЕМ.

Материал и методика

Материал собран в 1995 г. в окр. станции «143 км» строящейся железной дороги «Обская—Бованенково». Выбор района был обусловлен: достаточно изолированным положением (занос зачатков антропохоров может происходить преимущественно по железной и автомобильной дорогам); разнообразием ТМ (представлены каменистыми, гравийными, щебнистыми и песчаными субстратами, имеют различное увлажнение и снегонакопление, расположены на выровненных поверхностях и склонах); временем зарастания ТМ (не более 5—7 лет, что позволяет анализировать именно начальные стадии формирования растительности).

В качестве примера ТМ (где идет заселение свободных субстратов) выбраны 5 карьеров (табл. 1), а также насыпи железной и автомобильной дорог. Для каждого карьера составляли полный список видов. На насыпях дорог и в карьерах делали геоботанические описания АГ на пробных площадях по 25 м^2 (всего 131 описание).

Для сравнения видового состава ТМ и ЕМ был составлен общий список видов района исследований. Материалом для него послужили: данные маршрутных обследований местности; описания наиболее типичных естественных сообществ района; описания ненарушенной растительности в непосредственной близости от карьеров, расположенные таким образом, что их можно считать аналогами исходных разрушенных сообществ (15 описаний). Список дополнен видами, указанными для этого района B. C. Forbes (1997), и его неопубликованными данными, которые были любезно предоставлены авторам данной статьи. Полученный в итоге список не претендует на выявление локальной флоры района исследований, но представляет перечень наиболее обычных и распространенных видов, которые могли бы участвовать в заселении ТМ. Поскольку мы не располагали полными данными о флоре района, традиционный флористический анализ не входил в нашу задачу.

Для сравнения ценотической роли видов в АГ и в ненарушенных сообществах предполагалось использование шкалы, опубликованной В. С. Ипатовым и Л. А. Кириковой (1997). По этой шкале виды с проективным покрытием более 66 % от общего

покрытия сообщества отнесены к «господствующим». «Согосподствующие» виды имеют покрытие 33—66 %, а виды-«наполнители» — 5—33 %, виды с покрытием менее 5 % от общего — «редкие». Однако применение этой шкалы не позволило разделить виды по уровню господства не только в АГ, но и в ненарушенных сообществах. Даже такие виды, как *Betula nana*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*, *Arctous alpina*, *Rubus chamaemorus*, *Aulacomnium turgidum*, в тундровых сообществах оказались всего лишь в ранге «наполнителей», поскольку покрытие каждого из них редко составляло 33 % от общего. Не изменилась ситуация и тогда, когда проективное покрытие видов соотносили не с общим покрытием, а с покрытием отдельной группы (сосудистые, мхи, лишайники): лишь некоторые виды повысили свой ранг и стали «согосподствующими».

Для ранжирования видов по роли в сообществе пришлось выработать следующий подход, который позволил включить в анализ разреженные АГ с низким проективным покрытием. В описании выбирали вид с максимальным проективным покрытием (которое, однако, было бы не менее 5 %) и, присвоив ему ранг «R-max», обилие остальных видов оценивали по отношению к нему. Виды, покрытие которых составляло более 50 % от покрытия «R-max» вида, относили к рангу «R-comax», при покрытии 25—49 % от покрытия «R-max» вида ему присваивали ранг «R-med». Виды с покрытием менее 24 % от проективного покрытия «R-max» вида имели ранг «R-min».

Район исследований примыкает к восточным предгорьям Полярного Урала и тундрам южного Ямала (Панов, 1937; Любимова, 1955; Мильков, Гвоздецкий, 1976). Для рельефа характерно чередование аккумулятивно-ледниковых и аллювиальных форм с отложениями морских трансгрессий. Скальные породы выходят на поверхность или перекрыты маломощным чехлом рыхлых и обломочных отложений. Флювиогляциальные отложения неоднородны, перемежаются прослоями пылеватых песков, включают плохо окатанный гравий и галечный материал, состоящий из обломков изверженных и метаморфических уральских пород.

Средняя годовая температура воздуха — + 6.8 °С (средняя температура июля + 12.1 °С, января — − 22.2 °С), годовое количество осадков 700 мм. Зимой часты южные и юго-западные ветры, летом — северные, средняя годовая скорость ветра 5.5 м/с.

Район исследований, по мнению разных авторов, принадлежит к южным субарктическим тундрам (Ильина, 1985), южным тундрам (Аврамчик, 1969), подзоне кустарниковых тундр (Мельцер, 1984). В соответствии с геоботаническим районированием В. Д. Александровой (1977) он расположен в Восточноевропейско-Западносибирской провинции южной полосы субарктических тундр в ее Ямало-Гыданско-Западнотаймырской подпровинции. Краткое описание растительности района дано Forbes (1997).

По нашим наблюдениям, в районе исследования поверхности и пологие склоны водоразделов заняты ерниковыми тундрами из *Betula nana* и багульниково-пушицево-моховыми кочкарными тундрами, в которых доминируют *Eriophorum vaginatum*, *Ledum decumbens*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda polifolia*. На более сухих участках в моховом покрове обильны *Aulacomnium turgidum* и *Tomenthypnum nitens*, а на сырых — *Sphagnum lenense* и *S. fuscum*.

К щебнистым склонам приурочены дриадовые (*Dryas octopetala*) сообщества, обогащенные горно-тундровыми видами. Мохово-лишайниковый покров в них образуют *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cladonia gracilis*, *C. pyxidata*, *Sphaerophorus globosus*, *Thamnolia subuliformis*, *T. vermicularis*, *Stereocaulon alpinum*. Обильны ивы (*Salix arctica*, *S. nummularia*) и осоки (*Carex arctisibirica*, *C. rupestris*); обычны *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Silene acaulis*; широко представлены крестоцветные, бобовые, камнеломковые, гвоздичные.

К нижним частям горных склонов приурочены заросли ольховника высотой до 1.5 м, с крупными травами (*Veratrum lobelianum*, *Trollius asiaticus*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*) в нижнем ярусе.

Вдоль речек и ручьев распространены ивняки (*Salix lanata, S. glauca, S. phylicifolia*) с травяным ярусом из *Carex aquatilis, Comarum palustre, Equisetum sylvaticum, Galium uliginosum.* Густые (сомкнутость до 80 %) заросли ив имеют высоту до 1.6 м.

Плоско-полигональные болота широко распространены в низменностях. На полигонах доминируют *Ledum decumbens, Rubus chamaemorus,* а также *Betula nana, Vaccinium uliginosum, Andromeda polifolia.* В сфагновых ложбинах обильны *Eriophorum vaginatum* и *Carex rotundata.* Растительность травяных болот довольно однообразна и представлена осоково-травяно-гипновыми (с *Carex aquatilis* и *Comarum palustre*) и осоково-пушицево-гипновыми (с *Carex aquatilis, Eriophorum sheuchzeri, E. polystachion*) сообществами.

Необходимость добычи материалов для строительства железной дороги повлекла создание в районе многочисленных карьеров. Часть сведений об их растительности уже опубликована (Сумина, 1996, 1997; Sumina, 1998; Forbes, 1997; Forbes, Sumina, 1999). За время, истекшее с момента прекращения разработки карьеров, в них возникли антропогенные группировки (АГ) различной сомкнутости (1—70 %), которые в 75 % случаев не превышали, однако, 25 %. Обильны и часто встречаются в АГ *Chamaenerion angustifolium, Equisetum arvense, Descurainia sophioides, Festuca ovina, Poa alpigena, P. glauca, Tripleurospermum hookeri.* Особенностью района можно считать высокое участие в АГ таких видов, как *Oxytropis sordida* и *Minuartia verna.* Из мхов заметного обилия достигают только *Ceratodon purpureus, Funaria hygrometrica* и некоторые виды рода *Bryum.* Лишайники практически отсутствуют.

Результаты и обсуждение

Составленный флористический список насчитывает 169 видов (36 семейств) сосудистых растений, 80 видов листостебельных и печеночных мхов и 86 видов лишайников.

Список видов, найденных в районе ст. «143 км»

Сосудистые растения

Виды, встреченные только на ЕМ, обозначены «**», только на ТМ — «*». Прочие виды встречены на ЕМ и ТМ

Equisetaceae: *Equisetum arvense* L.; *E. arvense* subsp. *boreale* (Bong.)Tolm.; *E. sylvaticum* L.

Cupressaceae: ***Juniperus sibirica* Burgsd. (Forbes, гербарий).

Poaceae: **Alopecurus aequalis* Sobol.; *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb.; *Arctophila filva* (Trin.) Anderss.; *Beckmannia eruciformis* (L.) Host; *Calamagrostis holmii* Lange; *C. langsdorffii* (Link) Trin.; *C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm.; *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey et Scherb.; *Calamagrostis* sp.; *Deschampsia obensis* Roshev.; **Deschampsia glauca* C. Hartm. (Forbes, гербарий); **D. caespitosa* (L.) Beauv. (Forbes, гербарий); *Festuca ovina* L.; *F. rubra* L.; *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult.; *Poa apigena* (Blytt) Lindm.; *P. alpigena* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky; *P. alpina* L.; *P. arctica* R. Br.; *P. glauca* Vahl; *P. pratensis* L.; *Poa* sp.; *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt.

Cyperaceae: *Carex aquatilis* Wahlenb.; *C. arctisibirica* (Jurtz.) Czer.; *C. capillaris* L.; *C. chordorrhiza* Ehrh.; *C. fuliginosa* subsp. *misandra* (R. Br.) W. Dietr.; *C. glacialis* Mackenz.; ***C. rariflora* (Wahlenb.) Sm.; ***C. rupestris* All.; ***C. rotundata* L. (Forbes, 1997); *Carex* sp.; *Eriophorum polystachion* L.; *E. scheuchzeri* Hoppe; ***E. vaginatum* L.

Juncaceae: ***Juncus castaneus* Smith; **J. nodulosus* Wahlenb.; *Juncus* sp.; *Luzula confusa* Lindeb., *L. multiflora* (Ehrh.) Lej.; *L. nivalis* (Laest.) Spreng.; *L. parviflora* (Ehrh.) Desv.

Liliaceae: ***Tofieldia coccinea* Rich.; ***Veratrum lobelianum* Bernh.

Salicaceae: *Salix arctica* Pall.; *S. glauca* L.; *S. hastata* L.; *S. lanata* L.; *S. lapponum* L.; *S. myrtilloides* L.; *S. nummularia* Anderss.; *S. phylicifolia* L.; ***S. pulchra* Cham.; *S. reticulata* L.; *S. viminalis* L.; *Salix* sp.

Betulaceae: *Betula nana* L.; *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar.

Polygonaceae: *Bistorta elliptica* (Willd. ex Spreng.) Kom.; **Polygonum humifusum* Merk ex C. Koch; *P. viviparum* L.; *Rumex arcticus* Trautv.

Caryophyllaceae: *Cerastium jenisejense* Hult.; *Dianthus repens* Willd.; *Gastrolychnis angustiflora* Rupr.; *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhanczikov.; *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn.; *M. macrocarpa* (Pursh) Ostenf.; *M. verna* (L.) Hiern; *Sagina intermedia* Fenzl; *Silene acaulis* (L.) Jacq.; *S. paucifolia* Ledeb.; *Stellaria peduncularis* Bunge; **Stellaria media* L. (Forbes, гербарий); ***Stellaria crassifolia* Ehrh. (Forbes, гербарий).

Ranunculaceae: *Ranunculus affinis* R. Br.; ***R. borealis* L.; *Thalictrum alpinum* L.; ***Trollius asiaticus* L.

Papaveraceae: *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh.

Brassicaceae: *Cardamine bellidifolia* L.; **Descurainia sophioides* (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz; *Draba cinerea* Adams; *D. fladnizensis* Wulf.; *D. hirta* L.; *D. lactea* Adams; *D. macrocarpa* Adams; *D. micropetala* R. Br.; *D. ochroleuca* Bunge; *D. glacialis* Adams (Forbes, 1997); *Draba* sp.; *Eutrema edwardsii* R. Br.; *Rorippa palustris* (L.) Bess.; **Erysimum hieracifolium* L. (Forbes, гербарий).

Crassulaceae: *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey.

Saxifragaceae: *Chrysosplenium alternifolium* L.; *Saxifraga cernua* L.; *S. spinulosa* Adams; *S. hieracifolia* Waldst. et Kit.; ***S. hirculus* L.; *S. oppositifolia* L.

Parnassiaceae: *Parnassia palustris* L.

Rosaceae: ***Comarum palustre* L.; *Dryas octopetala* L.; *Potentilla kuznetzowii* (Govor.) Juz.; *Rosa acicularis* Lindl.; *Rubus arcticus* L.; ***R. chamaemorus* L.; ***Spiraea media* Franz Schmidt (Forbes, гербарий).

Fabaceae: *Asragalus alpinus* L.; ***A. frigidus* (L.) A. Gray subsp. *frigidus* Chater; *A. umbellatus* Bunge; *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz et Thell.; *Oxytropis mertensiana* Turcz.; *O. sordida* (Willd.) Pers.

Empetraceae: *Empetrum hermaphroditum* Hagerup.

Violaceae: ***Viola biflora* L.

Onagraceae: **Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.; **C. latifolium* (L.) Th. Fries et Lange; **Epilobium palustre* L.

Apiaceae: ***Angelica decurrens* (Ledeb.) B. Fedtsch.; ***Pachypleurum alpinum* Ledeb.

Pyrolaceae: ***Pyrola grandiflora* Rad.

Ericaceae: ***Andromeda polifolia* L.; *Arctous alpina* (L.) Niedenzu; *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud.; ***Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr.; *Vaccinium uliginosum* L.; *V. vitis-idaea* L.

Primulaceae: *Androsace capitata* Willd. ex Roem. et Schult.; *A. triflora* Adams; *A. septentrionalis* L.; *Trientalis europaea* L.

Limoniaceae: *Armeria maritima* (Mill.) Willd.

Polemoniaceae: *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult.; *P. boreale* Adams.

Boraginaceae: ***Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bge; *Myosotis alpestris* F. W. Schmidt; ***M. palustris* L. (Forbes, гербарий).

Lamiaceae: *Thymus reverdattoanus* Serg.

Scrophulariaceae: *Euphrasia frigida* Pugsl.; *Pedicularis amoena* Adams; *P. labradorica* Wirsing; *P. oederi* Vahl; ***P. sudetica* Willd.; *P. verticillata* L.; *Pedicularis* sp.; *Veronica longifolia* L.

Lentibulariaceae: ***Pinguicula alpina* L.

Rubiaceae: ***Galium uliginosum* L.

Adoxaceae: ***Adoxa moschatellina* L.

Valerianaceae: *Valeriana capitata* Pall. ex Link.

Campanulaceae: *Campanula rotundifolia* L.

Asteraceae: *Artemisia tilesii* Ledeb.; *Crepis nigrescens* Pohle; *Petasites frigidus* (L.) Fries; *Saussurea alpina* (L.) DC.; *Solidago lapponica* With. (Forbes, гербарий); *Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip.; ***Tephroseris atropurpurea* (Ledeb.) Holub; *T. heterophylla* (Fisch.) Konechn.; ***T. integrifolia* (L.) Holub; **T. palustris* (L.) Reichenb.; **Tripleurospermum hookeri* Sch. Bip.

Мхи

Sphagnaceae: *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw.; *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr.; *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr.; *S. lenense* H. Lindb. ex Pohle; *S. rubellum* Wils.; *S. warnstorfii* Russ.; *S. aongstroemii* C. Hartm. (Forbes, 1997); *S. balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens. (Forbes, 1997); *S. centrale* C. Jens. ex H. Arnell et C. Jens. (Forbes, 1997); *S. lindbergii* Schimp. ex Lindb. (Forbes, 1997).

Polytrichaceae: **Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid.; **P. urnigerum* (Hedw.) P. Beauv.; *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G. L. Sm.; **P. hyperboreum* R. Br.; *P. jensenii* Hag.; **P. juniperinum* Hedw.; *P. longisetum* Sw. ex Brid.; **P. piliferum* Hedw.; **P. strictum* Brid.; **Psilopilum laevigatum* (Wahlendb.) Lindb.

Funariaceae: **Funaria hygrometrica* Hedw.

Encalyptaceae: *Encalypta alpina* Sm.

Pottiaceae: **Aloina brevirostris* (Hook et Grev.) Kindb.; **Didymodon icmadophyllus* (Schimp. ex C. Muell.) Saito; **Didymodon* sp.; *Tortella fragilis* (Hook et Wils) Limpr.; **T. tortuosa* (Hedw.) Limpr.; *Tortula ruralis* (Hedw.) Gaertn. et al.

Grimmiaceae: **Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid.; **R. lanuginosum* (Hedw.) Brid.

Ditrichaceae: **Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.; *Distichium capillaceum* (Hedw.) Bruch et Schimp.; *D. inclinatum* (Hedw.) Bruch et Schimp.; **Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe.

Dicranaceae: **Dicranella schreberiana* (Hedw.) Hilp. ex Crum et Anders.; *D. subulata* (Hedw.) Schimp.; **Dicranella* sp.; *D. crispa* (Hedw.) Schimp. (Forbes, 1997); *Dicranum angustum* Lindb.; *D. brevifolium* (Lindb.) Lindb.; *D. elongatum* Schleich. ex Schwaegr.; *D. groenlandicum* Brid.; *D. muehlenbeckii* Bruch et Schimp. (Forbes, 1997); *Onchophorus wahlenbergii* Brid.

Bryaceae: *Bryum algovicum* Sendt. ex Muell.; **B. argentum* Hedw.; **B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. et al.; *B. teres* Lindb.; **Bryum* sp.; **Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils.; *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb.; *P. nutans* (Hedw.) Lindb.; *P. proligera* (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arnell; *P. wahlenbergii* (Web. et Mohr) Andrews (Forbes, 1997); **Pohlia* sp.

Aulacomniaceae: *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. **A. turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr.

Theliaceae: **Myurella julacea* (Schwaegr.) Schimp.

Thuidiaceae: *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch.

Amblystegiaceae: *Campylium* sp.; *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske; *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske; *Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb. (Forbes, 1997).

Brachytheciaceae: **Brachythecium* sp.; *B. salebrosum* (Web. et Mohr) Schimp. (Forbes, 1997); *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jenn.; *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske; *Cirriphyllum cirrosum* (Schwaegr. in Schultes) Grout (Forbes, 1997).

Entodontaceae: *Entodon* sp.

Hypnaceae: *Hypnum bambergeri* Schimp.; *H. vaucheri* Lesq.; *Orthothecium rufescens* (Brid.) Schimp.

Hylocomiaceae: *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.; *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.; *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.

Rhytidiaceae: **Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.

Jungermanniaceae: *Orthocaulis kunzeanus* (Hueb.) Buch.

Ptilidiaceae: *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe.

Jubulaceae: *Frullania jackii* Gott.

Marchantiaceae: **Marchantia polymorpha* L.

Лишайники

Parmeliaceae: *Arctocetraria andrejevii* (Oxner) Kärnefelt et Thell.; *Asahinea chrysantha* (Tuck.) W. Culb. et C. Culb.; *Bryocaulon divergens* (Ach.) Karnef.; **Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach.; *C. ericetorum* Opiz.; *C. islandica* (L.) Ach.; *C. laevigata* Rassad.; *C. muricata* (Ach.) Eckfeldt; *C. nigricans* Nyl.; *C. nivalis* (L.) Ach.; *Cetrariella delisei* (Schaer.) Kärnefelt et Thell.; *C. fastigiata* (Nyl.) Kärnefelt et Thell.; *Cornicularia divergens* Ach.; *Dactylina arctica* (Richards.) Nyl.; *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.; *H. subobscura* (Vain.) Poelt.; *Parmelia omphaloides* (L.) Ach.

Pannariaceae: *Pannaria pezizoides* (Web.) Trevis.; *Psoroma hypnorum* (Vahl) S. Gray.

Pertusariaceae: *Pertusaria bryontha* (Ach.) Nyl.; *P. coriacea* (Th. Fr.) Th. Fr.; *P. dactylina* (Ach.) Nyl.; *P. geminipara* (Th. Fr.) Brodo; *P. glomerata* (Ach.) Schaer.; *P. panyrga* (Ach.) A. Massal.; *Pertusaria* sp.

Cladoniaceae: *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb.; *C. mitis* (Sands.) Hale et W. Culb.; *C. rangiferina* (L.) Harm.; *C. stellaris* (Opiz) Brodo; *C. stygia* (Fr.) Ahti; *Cladonia amaurocraea* (Flörke) Schaer.; *C. chlorophaea* (Sommerf.) Spreng.; *C. coccifera* (L.) Willd.; *C. cyanipes* (Sommerf.) Nyl.; *C. deformis* (L.) Hoffm.; *C. furcata* (Huds.) Schrad.; *C. gracilis* (L.) Willd.; *C. macroceras* (Delise) Hav.; *C. pleurota* (Flörke) Schaer.; *C. pocillum* (Ach.) O. J. Rich.; *C. pyxidata* (L.) Hoffm.; *C. squamosa* Hoffm.; *C. subfurcata* (Nyl.) Arnold.; *C. uncialis* (L.) Wigg.; **Cladonia* sp.

Peltigeraceae: *Nephroma arcticum* (L.) Torss.; *N. expallidum* (Nyl.) Nyl.; *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.; *P. canina* (L.) Willd.; *P. didactyla* (With.) J. R. Laundon; *P. horizontalis* (Huds.) Baumg.; *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln.; *P. lepidophora* (Nyl.) Vain.; *P. malacea* (Ach.) Funck; *P. polydactylon* (Neck.) Hoffm.; *P. rufescens* (Weis.) Humb.; *P. scabroca* Th. Fr.; *Peltigera* sp.; *Solorina spongiosa* (Sw.) Nyl.

Mycoblastaceae: *Japewia tornoensis* (Nyl.) Tonsberg.

Ectolechiaceae: *Lopadium coralloideum* (Nyl.) Lynge; *L. pezizoideum* (Ach.) Körb.

Siphulaceae: *Thamnolia subuliformis* (Ehrh.) W. Culb.; *T. vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer.

Lecanoraceae: *Lecanora epibryon* Ach.; *Lecidella wulfenii* (Hepp) Körb.; *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lunge; *O. upsaliensis* (L.) Massal.; *Ochrolechia* sp.

Icmadophilaceae: *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr.

Alectoriaceae: *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl.; **A. ochroleuca* (Hoffm.) Mass.; *Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.

Sphaerophoraceae: *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain.

Stereocaulaceae: *Stereocaulon alpinum* Laurer.; *S. paschale* (L.) Hoffm.; *S. rivulorum* Magn.; *Stereocaulon* sp.

Buellaiaceae: *Rinodina turfacea* (Wahlenb.) Körb.; *Rinodina* sp.

Teloschistaceae: *Caloplaca ammiospila* (Wahlenb.) H. Olivier.; *C. cerina* (Hedw.) Th. Fr.; *Caloplaca* sp.

Hymeneliaceae: *Megaspora verrucosa* (Clauzade et Roux) Hafellner et V. Wirth.

Dactylosporaceae: *Dactylospora* sp.

Trapeliaceae: *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins et P. James.

Примечание. Названия приводятся по: С. К. Черепанову (1995); М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992); Н. А. Константиновой, А. Д. Потемкину, Р. Н. Шлякову (1992); M. Andreev, Y. Kotlov, I. Makarova (1996).

По числу видов преобладают семейства *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Caryophyllaceae*, *Salicaceae* и *Asteraceae* (табл. 2). Представители 9 семейств, включающих по 1—2 вида (*Adoxaceae*, *Apiaceae*, *Boraginaceae*, *Cupressaceae*, *Lentibulariaceae*, *Liliaceae*, *Pyrolaceae*, *Rubiaceae*, *Violaceae*), встречены только в ЕМ. Исключительно на ЕМ найдено 30 видов сосудистых. В основном это виды болот и сырых тундр, такие как *Eriophorum vaginatum*, *Carex rotundata*, *C. rariflora*, *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus microcarpus*, *Andromeda polifolia*, *Comarum palustre*, *Salix pulchra*, *Pedicularis sudetica*, *Saxifraga hirculus*, *Ranunculus borealis*; или крупные сочные травы (*Veratrum lobelianum*, *Trollius asiaticus*, *Angelica decurrens*).

ТАБЛИЦА 2

Число видов основных семейств, найденных в районе исследования (I) и на ТМ (II)

Характеристики	Число видов	
	I	II
Общее число видов	335	170 (50.7 %)
В том числе:		
сосудистых растений	169	139 (82 %)
мхов	80	28 (35 %)
лишайников	86	3 (3.5 %)
	Сосудистые растения	
Всего семейств	36	27
Poaceae	23	23
Brassicaceae	14	14
Caryophyllaceae	13	12
Cyperaceae	13	9
Salicaceae	12	11
Asteraceae	11	9
Scrophulariaceae	8	7
Juncaceae	7	7
Rosaceae	7	4
Saxifragaceae	6	5
Ericaceae	6	4
Fabaceae	6	5
	Мхи	
Всего семейств	22	12
Bryaceae	11	5
Polytrichaceae	10	7
Dicranaceae	10	2
Sphagnaceae	10	0
Pottiaceae	6	4
Brachyteciaceae	5	1
	Лишайники	
Всего семейств	18	3
Cladoniaceae	20	1
Parmeliaceae	18	1
Peltigeraceae	14	0
Pertusariaceae	7	0
Lecanoraceae	5	0

Примечание. В таблицу не включены семейства, количества видов в которых менее пяти.

На ТМ найдено 139 видов (27 семейств) сосудистых, 28 видов мхов и 3 вида лишайников, что составляет в целом 50 % от общего списка видов (табл. 2). Общими для ТМ и ЕМ являются 125 видов, а 14 видов встречены исключительно на ТМ (*Alopecurus aequalis*, *Chamaenerion angustifolium*, *C. latifolium*, *Deschampsia glauca*, *D. caespitosa*, *Descurainia sophioides*, *Epilobium palustre*, *Erysimum hieracifolium*, *Juncus castaneus*, *J. nodulosus*, *Polygonum humifusum*, *Stellaria media*, *Tripleurospermum hookeri*, *Tephroseris palustris*). Преимущественно это виды открытых группировок и типичные апофиты.

ТАБЛИЦА 3

Жизненные формы растений, найденных исключительно на техногенных (ТМ) или ненарушенных (ЕМ) местообитаниях (в скобках даны проценты)

Жизненные формы	Местообитание	
	ТМ	ЕМ
	число видов	
Всего видов	14 (100)	30 (100)
Кустарники	—	2 (7)
Кустарнички	—	3 (10)
Граминоиды:	5 (36)	4 (13)
столонообразующие	—	1
корневищные	3	2
плотнодерновинные	2	1
Прочие травы:	9 (64)	21 (70)
стелющиеся	1	—
столонообразующие	1	—
корневищные	2	6
рыхлодерновинные	1	8
стержнекорневые	4	7

Примечание. Использована классификация жизненных форм В. Комарковой (V. Komarkova. J. D. McKendrick, 1988).

Виды, имеющие исключительную приуроченность к ЕМ, представлены различными жизненными формами, тогда как виды ТМ — это травы с повышенной долей граминоидов (табл. 3).

В бриофлоре ТМ и ЕМ по числу видов лидируют семейства *Polytrichaceae* и *Bryaceae*. Представители 10 семейств мхов не были отмечены на ТМ, в том числе и сем. *Sphagnaceae*, многочисленного в ненарушенных сообществах района. Только 2 из 10 видов сем. *Dicranaceae* встречены на ТМ (табл. 2). На ТМ зафиксировано 3 вида лишайников. Слоевища двух из них (*Alectoria ochroleuca* и *Cetraria cucullata*), по-видимому, были принесены сюда ветром. Местами найдены первичные слоевища *Cladonia* sp.

На основании ранжирования проективного покрытия видов в геоботанических описаниях сравнивали их роль в сообществах ЕМ и ТМ. Поскольку АГ сильно варьируют, мы сочли целесообразным включить в анализ все имеющиеся их описания. С другой стороны, тундровые сообщества сравнительно мало изменчивы, поэтому мы ограничились имеющимся небольшим (15) числом описаний типичных естественных сообществ района. Не рассматривали виды, везде имеющие ранг «R-min». Объединяя виды по сходному изменению ценотической значимости, выделили 4 группы (табл. 4).

А. Группу составляют виды-апофиты, такие как *Festuca ovina*, *Poa alpigena*, *Equisetum arvense* и др. Имея ранг «R-med» или «R-min» в сообществах ЕМ, эти виды обильно разрастаются в экотонах, созданных человеком. Их ранг повышается до «R-max» и «R-comax», что связано со способностью быстро захватывать освободившиеся территории, благодаря большой энергии семенного и вегетативного размножения. Наряду с типичными видами антропогенных местообитаний (*Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Tripleurospermum hookeri*, *Descurainia sophioides* и др. вышеперечисленные) на щебнистых карьерах в районе исследований возрастает роль *Minuartia verna* и *Saxifraga oppositifolia*, которые господствуют или согосподствуют в АГ, хотя на ЕМ имеют ранг «R-min». Известно, что *Minuartia verna* дает многочисленные семена и обильно разрастается на свободном субстрате (Grime et al., 1986), а *Saxifraga oppositifolia* — вид, характерный для пятен голого грунта в щебнистых и каменистых тундрах (Арктическая флора СССР, 1984).

ТАБЛИЦА 4

Ценотическая роль основных видов в сообществах техногенных (ТМ) и ненарушенных (ЕМ) местообитаний

Группы видов	Ранг ценотической значимости					
	R-max	R-comax	R-med	R-max	R-comax	-R-med
	ТМ			ЕМ		
А						
Festuca ovina	+	+	+			+
Poa alpigena	+	+	+			+
Ceratodon purpureus	+	+	+			+
Funaria hygrometrica	+	+	+			
Poa glauca	+	+	+			
Saxifraga oppositifolia	+	+	+			
**Tripleurospermum hookeri*	+	+	+			
Equisetum arvense	+	+	+			
Minuartia verna	+	+	+			
Stellaria peduncularis		+	+			
**Descurainia sophioides*	+					
Calamagrostis neglecta		+				
Б						
Carex arctisibirica	+	+	+	+	+	
Duschekia fruticosa	+	+		+		
Oxytropis sordida	+	+			+	+
В						
Empetrum hermaphroditum			+	+	+	+
Betula nana			+	+	+	
Salix nummularia			+		+	
Г						
Ledum decumbens				+	+	+
Vaccinium vitis-idaea				+	+	+
***Rubus chamaemorus*				+	+	+
Vaccinium uliginosum				+	+	+
Arctous alpina				+	+	+
***Ptilidium ciliare*				+	+	+
Aulacomnium turgidum				+	+	+
***Cladina rangiferina*				+	+	+
***Aulacomnium palustre*				+	+	
***Tomenthypnum nitens*				+	+	
***Sphagnum fuscum*				+	+	
Bryum sp.				+	+	
***Cetraria laevigata*				+	+	
***Cornicularia divergens*				+	+	
Salix lanata				+		
Carex aquatilis				+		
***Eriophorum vaginatum*				+		
Dryas octopetala				+		
***Pleurozium schreberi*				+		
***Hylocomium splendens*				+		
***Dicranum elongatum*				+		

Группы видов	Ранг ценотической значимости					
	R-max	R-comax	R-med	R-max	R-comax	R-med
	ТМ			ЕМ		
***Rhitidiadelphus triquetrus*				+		
***Sphagnum lenense*				+		
***S. capillifolium*				+		
Racomitrium canescens				+		
Ditrichum flexicaule				+		
***Cladina mitis*				+		
***Peltigera aphthosa*				+		
***Cetrariella fastigiata*				+		

Примечание. Ранги установлены с учетом проективного покрытия видов. Обозначения рангов см. в тексте. Знаком «*» — отмечены виды с исключительной приуроченностью к ТМ; «**» — к ЕМ; «+» — характеристика вида.

Б. Наиболее обширная группа — это доминанты и содоминанты ненарушенных тундровых сообществ, где все они имеют ранг «R-max». В нее входят кустарнички (*Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Dryas octopetala*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* и др.), мхи (*Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare* и др.) и лишайники (*Cetraria laevigata*, *Cladina rangiferina*, *Cornicularia divergens*, *Peltigera aphthosa* и др.). Более 60 % видов данной группы отмечено только на ЕМ, остальные на ТМ встречались редко, имели ранг не выше «R-min», теряя свои позиции основных ценозообразователей. Среди возможных объяснений этого явления — низкая энергия семенного возобновления у ряда видов (Bliss, 1958), а также неспособность корневых систем некоторых эрикоидных кустарничков проникать через сухие хорошо дренированные каменистые субстраты (характерные для ТМ района) до более влажных горизонтов (Jonasson, 1986).

В. В группу вошли 3 вида (*Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Salix nummularia*). Они доминируют или согосподствуют в ЕМ (ранги «R-max» и «R-comax») и могут изредка выступать как виды-«наполнители» (ранг «R-med») в АГ. По-видимому, в этом случае АГ соответствуют более продвинутым стадиям восстановительной сукцессии.

Г. Группа объединила виды (*Carex arctisibirica*, *Duschekia fruticosa*, *Oxytropis sordida*), которые имели практически одинаковую роль в сообществах и нарушенных, и ненарушенных экотопов. Из трех названных видов остролодочник даже увеличивает свое обилие в группировках ТМ, массово разрастаясь на щебнистых карьерах.

Таким образом, в сообществах ЕМ количество доминирующих видов больше, чем в группировках ТМ, причем среди доминантов много кустарничков, мхов и лишайников. В АГ лишь 2 вида мхов были отмечены как господствующие (табл. 4), а большинство доминантов — травы. Главная ценотическая роль на первых этапах восстановительной сукцессии принадлежит видам, не имеющим в ненарушенных сообществах заметного обилия.

Как показано S. O. Borgegard (1990), поселение местных видов на ТМ зависит от многих факторов, в частности от возможности заноса диаспор из пограничных сообществ. Для выяснения роли последних как «поставщиков» видов-колонистов требуется специальное исследование. Мы несколько упростили задачу, приняв во внимание только те сообщества, которые можно считать аналогами первоначально существовавших на месте карьеров. (Использовать для такого сравнения АГ дорожных насыпей не представляется возможным). «Первичные» сообщества выявляли на основании их расположения в непосредственной близости от карьера при аналогичной позиции в рельефе. Было проведено сравнение списков видов для каждого

ТАБЛИЦА 5

Число сосудистых растений в карьерах и примыкающих к ним тундровых сообществах

№ карьера	К 2	К 1	К 5	К 3	К 4
Всего видов:					
в карьере	53	80	59	61	42
в первичной тундре	36	27	19	18	18
общих	25	20	12	9	8
Доля во флоре карьера, %	47	25	20	15	19
Доля в первичной тундре, %	69	74	63	50	44

карьера и аналогов первичных сообществ. Кроме присутствия вида на ТМ, учитывали частоту его встречаемости, рассчитывая ее по каждому карьеру отдельно. (Заметим, что в литературе практически не обсуждается вопрос о переселении видов с ТМ в естественные сообщества. Такую возможность, однако, не следует полностью игнорировать, хотя за короткое время зарастания обследованных карьеров подобный процесс вряд ли происходил).

Общее число видов сосудистых растений, «переселившихся» на карьеры из первичных тундр, — 43 (табл. 5). В разных карьерах найдено от 8 до 25 видов из примыкающих первичных сообществ, что составляет от 44 до 74 % состава сосудистых в этих сообществах. Это сравнительно небольшая часть от флоры каждого карьера (15—25 %, в одном случае — 47 %). Приведенные цифры следует рассматривать лишь как примерные: редко флора карьера более чем на четверть состоит из переселенцев из пограничных первичных сообществ. Более показателен, на наш взгляд, анализ поведения конкретных видов.

19 видов из 43 были отмечены в 4—5 обследованных карьерах (табл. 6). Они имели различную встречаемость в разных карьерах и не всегда произрастали в примыкающих тундрах. Только *Festuca ovina*, *Carex arctisibirica* и *Oxytropis sordida* (см. группы А и Г в табл. 4) наряду с высокой встречаемостью в карьерах почти всегда были представлены и в пограничных ЕМ. 2 первых вида и в других районах Ямала упоминаются как «особоактивные» (Ребристая, Хитун, 1998). Специфической чертой района следует признать широкое распространение и доминирование в АГ *Oxytropis sordida*, который в естественных условиях обычен для дриадовых щебнистых тундр, но нередко растет и на щебнистых или песчаных эродированных склонах.

Особо выделяются 8 видов (*Betula nana*, *Salix nummularia*, *Dryas octopetala*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Minuartia arctica*, *Thymus reverdattoanus*), которые всегда присутствовали и в карьерах, и в первичных тундрах. Преимущественно это тундровые кустарнички (см. группы Б и В). Низкая встречаемость их в карьерах и то, что мы находили только молодые одиночные особи этих видов, позволяют предположить их постепенное переселение на карьер из соседних тундровых сообществ.

Другую группу образуют виды (*Stellaria peduncularis*, *Minuartia verna*, *Polygonum viviparum*, *Hedysarum hedysaroides*, *Saussurea alpina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Silene acaulis*), которые имели высокую встречаемость только в тех карьерах, около которых они росли в первичных тундрах. В данном случае соседство способствовало колонизации ТМ, виды быстро расселились в новом местообитании, поскольку в естественных условиях многие из них обычны для открытых группировок щебнистых склонов, осыпей и песчаных обрывов.

Полученные данные не полностью согласуются с выводом о низком восстановительном потенциале флоры Ямала, для основной территории которого характерны отсутствие скальных и щебнистых выходов, сильная заболоченность слабо дренированных равнин (Ребристая, Хитун, 1997). Более южное положение и близость Полярного Урала определяют своеобразие района исследований. Видовой состав

ТАБЛИЦА 6

Встречаемость видов сосудистых растений в карьерах и примыкающих к ним тундровых сообществах (t), %

Виды	№ карьера				
	К 2	К 1	К 5	К 3	К 4
Festuca ovina	95 (t)	100 (t)	86 (t)	100	94 (t)
Oxytropis sordida	90 (t)	61 (t)	64 (t)	21	78 (t)
Carex arctisibirica	5	89 (t)	64	58 (t)	39 (t)
Poa alpigena	50	86 (t)	77	84 (t)	28
Dianthus repens	30 (t)	50	36 (t)	32	39
Equisetum arvense	5	64 (t)	45	42	61
Androsace septentrionalis	10	46	45 (t)	42	56
Poa glauca	30	75	55	32	17 (t)
Campanula rotundifolia	15 (t)	14	1 (t)	1	28
Eriophorum scheuchzeri	5	11	18	16	6 (t)
Draba ochroleuca	35 (t)	18	5 (t)	1	—
Salix arctica	20	29 (t)	1	5	—
Silene paucifolia	35	21	9 (t)	26	—
Salix phylicifolia	5	11	9	11 (t)	—
Luzula confusa	15 (t)	14	—	1	17
Salix lapponum	20	18 (t)	—	11	6
Astragalus alpinus	10 (t)	4	9	—	6
Sagina intermedia	10 (t)	29	14	—	6
Bistorta elliptica	15 (t)	—	1	5	1
Betula nana	15 (t)	18 (t)	9 (t)	16 (t)	—
Dryas octopetala	35 (t)	29 (t)	5 (t)	—	—
Empetrum hermaphroditum	—	21 (t)	9 (t)	21 (t)	—
Salix nummularia	—	7 (t)	9 (t)	—	6 (t)
Minuartia arctica	25 (t)	14 (t)	—	—	—
Thymus reverdattoanus	25 (t)	—	—	—	11 (t)
Vaccinium uliginosum	5 (t)	—	—	5 (t)	—
Vaccinium vitis-idaea	—	4 (t)	—	11 (t)	—
Stellaria peduncularis	60 (t)	71 (t)	18	16	—
Minuartia verna	95 (t)	79 (t)	27	16	—
Polygonum viviparum	55 (t)	57 (t)	9	1	—
Hedysarum hedysaroides	40 (t)	36 (t)	18	—	—
Saussurea alpina	25 (t)	14 (t)	1	1	—
Saxifraga oppositifolia	65 (t)	4	—	—	—
Silene acaulis	50 (t)	25	—	—	—
Eriophorum polystachion	—	11	—	5 (t)	1 (t)
Carex glacialis	15 (t)	4	—	—	—
Tephroseris heterophylla	5 (t)	1	—	—	—
Thalictrum alpinum	5 (t)	—	—	—	—
Saxifraga cernua	20 (t)	—	—	—	—
Pedicularis labradorica	—	4 (t)	—	—	—
Hierochloë alpina	—	4 (t)	—	—	—
Ledum decumbens	—	—	—	5 (t)	—
Pedicularis verticillata	—	—	1 (t)	1	—

растительности техногенных местообитаний имеет здесь ряд особенностей, поскольку обогащен комплексом горно-тундровых видов, в естественных условиях приуроченных к слабосомкнутым сообществам каменисто-щебнистых склонов и осыпей (Сумина, 1996).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 99-04-49814).

Выражаем благодарность О. В. Ребристой, О. В. Хитун, М. П. Журбенко, О. М. Афониной, А. Д. Потемкину за проверку определения видов, в том числе в гербарии B. Forbes.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамчик М. Н. К подзональной характеристике растительного покрова тундры, лесотундры и тайги Западно-Сибирской низменности // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 410—412.

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.

Арктическая флора СССР. Т. 9. Ч. 1. Л., 1984. 334 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 1—87.

Ильина И. С. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 251 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 315 с.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территорий бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 87—118.

Любимова Е. Л. Ботанико-географические исследования южной части Приполярного Урала // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1955. Вып. 64. С. 201—241.

Мельцер Л. И. Зональное деление растительности тундр Западно-Сибирской равнины // Растительность Западной Сибири и ее картографирование. Новосибирск, 1984. С. 7—19.

Мильков Ф. Н., Гвоздецкий Н. А. Физическая география СССР. М., 1976. 448 с.

Панов Д. Г. Геоморфологический очерк Полярных Уралид и западной части полярного шельфа // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1937. Т. 26. 151 с.

Ребристая О. В., Хитун О. В. Восстановительный потенциал флоры Ямала // Освоение Севера и проблемы рекультивации: Докл. III Междунар. конф. Сыктывкар, 1997. С. 100—104.

Ребристая О. В., Хитун О. В. Ботанико-географические особенности флоры Центрального Ямала // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 37—52.

Сумина О. И. Флористическое разнообразие растительности карьеров с субстратами различного механического состава // Флора антропогенных местообитаний Севера. М., 1996. С. 167—192.

Сумина О. И. К анализу биоразнообразия растительности карьеров // Матер. Междунар. конф. «Освоение Севера и проблемы рекультивации» (С.-Петербург, 27—31 мая 1996 г.). Сыктывкар, 1997. С. 76—89.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. Vol. 2. P. 137—169.

Bliss L. C. Seed germination in arctic and alpine species // Arctic. 1958. N 11. P. 180—188.

Borgegard S.-O. Vegetation development in abandoned gravel pits: effects of surrounding vegetation, substrate, and region // J. Veg. Sci. 1990. Vol. 1. P. 675—682.

Forbes B. C. Tundra disturbances studies, IV. Species establishment on anthropogenic primary surfaces, Yamal Peninsula, northwest Siberia, Russia // Polar Geography. 1997. Vol. 21. P. 79—100.

Forbes B. C., Sumina O. I. Comparative ordination of Low Arctic vegetation recovering from disturbance: reconciling two contrasting approaches for field data collection // Acrtic, Antarctic and Alpine Research. 1999. Vol. 31. N 4. P. 389—399.

Grime J. P., Hodgson J. G., Hunt R. Comparative plant ecology. Hall. London e. a., 1986.

Jonasson S. Influence of frost heaving on soil chemistry and on the distribution of plant growth forms // Geograf. Ann. 1986. Vol. 68 A. N 3. P. 185—195.

Komarkova V., McKendrick J. D. Patterns in vascular plant growth forms in arctic communities and environment at Atkasook, Alaska // Plant form and vegetation structure. The Hague, the Netherlands. 1988. P. 45—70.

Sumina O. I. The taxonomic diversity of quarry vegetation in North-West Siberia and Chukotka // Polar Geography. Columbia. USA, 1998. Vol. 22. N 1. P. 17—55.

SUMMARY

A comparison of the species composition of the vegetation on anthropogenically disturbed and undisturbed natural sites near the station «143 km» (Southern Yamal) was made. Total numbers of vascular plants, mosses and lichens collected in 1995 on the studied area are 169, 80, and 88 species respectively. Of them 50 % (including cryptogams) are able to colonize anthropogenic habitats. 30 species of vascular plants were found only in natural habitats, and 14 species were recorded exclusively in anthropogenically disturbed areas. 125 vascular species grow both on disturbed and undisturbed sites. A new approach to estimate species share in plant communities was tested. The actual role of the same species in anthropogenic communities and natural tundras was compared. Dominant species of pioneer communities differ sharply from those of the tundra. Species that are common and widespread on disturbed habitats had low abundance in natural tundra. Anthropogenic vegetation differs considerably from undisturbed tundra in that the total plant cover decreases, lichens are absent, moss composition is different, herbs (graminoids especially) predominate. Restoration potential of aboriginal flora is determined by the studied area location in the vicinity of the Polar Urals, which is the source of many mountain species that are added to local flora. These species also invade anthropogenically disturbed sites with stony substrates.

УДК 587.13 : 581.522.5.(470.21) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© О. В. Кудрявцева, Н. Ю. Шмакова, А. В. Кузьмин

КОЛИЧЕСТВЕННО-АНАТОМИЧЕСКАЯ И ПРОДУКТИВНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ АССИМИЛИРУЮЩИХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ-ДОМИНАНТОВ ГОРНЫХ ТУНДР ХИБИН

O. V. KUDRJAVTSEVA, N. YU. SCHMAKOVA, A. V. KUZMIN. QUANTITATIVE ANATOMICAL CHARACTERISTIC AND PRODUCTIVITY OF ASSIMILATE ORGANS IN DOMINANT PLANTS IN MOUNTAIN TUNDRAS

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184230 Кировск—6, Мурманская обл., тел. 8—(81531)5—14—36
Поступила 23.12.1999

Проведено исследование количественных показателей фотосинтетического аппарата 18 доминантных видов (из 12 семейств), произрастающих в горной тундре на высоте 450—500 м над ур. м. (г. Вудъяврчорр Хибинского горного массива). Выявлены общие черты приспособления растений различных жизненных форм на морфо-анатомическом и физиологическом уровнях. Для кустарничковых видов (в основном ксерофитов) характерна мелколистность, большая толщина листовой пластинки, высокая удельная поверхностная плотность листа (УПП), большое число слоев мезофилла из мелких клеток. Травянистые многолетники (мезофиты) характеризуются крупными листьями средней толщины с крупными клетками как палисадной, так и губчатой тканей и меньшим числом слоев мезофилла. Фотосинтетический аппарат листьев изученных видов позволяет растениям существовать в условиях горной тундры за Полярным кругом. Сравнительный анализ анатомо-физиологических показателей позволил выявить особенности растений, связанные с принадлежностью к различным жизненным формам.

Ключевые слова: горнотундровые растения, мезоструктура листа, хлоропласт, хлорофилл, фотосинтез.

Вопросу изучения анатомического строения растений в Субарктических районах посвящены работы многих исследователей (Вихирева-Василькова, 1966, 1970, 1972; Дервиз-Соколова, 1966, 1981; Буболо, 1984, 1985; Борисовская, 1985, 1987; Борисовская, Хитун, 1986; Баринов, 1988; Мирославов, Кравкина, 1990; Борисовская, Евнятьева, 1991; Мирославов, 1994; Мирославов и др., 1998, и др.). Растительный мир приполярных территорий все еще изучен неравномерно и недостаточно. Хорошо исследованы растения, произрастающие на о-ве Врангеля (Буболо, 1984, 1985), в Якутии (Вихирева-Василькова, 1966, 1970, 1972), тогда как растения Кольского п-ова исследованы в меньшей степени (Мирославов, Буболо, 1984; Булычева, Кудрявцева, 1993; Шмакова и др., 1996, 1998). На Севере особенно отчетливо проявляется

зависимость организмов и их сообществ от климатических факторов. Кольский п-ов почти целиком находится за Полярным кругом. Ранее нами были подробно изучены формирование и анатомическое строение листа растений рода *Vaccinium*, произрастающих в различных растительных поясах горы Вудъяврчорр, и выявлено, что условия обитания неоднозначно влияют на рост и развитие даже близкородственных растений (Кудрявцева, 1994, 1995).

Цель работы — проведение комплексного количественного анализа структуры ассимилирующих органов доминантных видов горнотундровых растительных сообществ Хибин.

Материалы и методы

Исследовали растения, произрастающие на северо-западном склоне горы Вудъяврчорр Хибинского горного массива на высоте 450—500 м над ур. м.

Климат Мурманской обл. характеризуется специфическими особенностями: продолжительный зимний период со среднемесячной температурой воздуха самого холодного месяца января 8—13 °С ниже нуля и короткий летний — с температурами самого теплого месяца июля + 8, + 14 °С; наличие полярной ночи и полярного дня, что оказывает большое влияние на режим солнечной радиации; неравномерное распределение осадков в течение года (Яковлев, 1961). Все это создает здесь своеобразные условия для развития растений и растительных сообществ.

Эколого-биологическая характеристика доминантных видов горной тундры приведена в табл. 1. Большинство изученных видов (13) относится к ксерофитным вечнозеленым и листопадным кустарничкам, мезофитами являются травянистые многолетники.

Строение ассимилирующих органов растений изучали с помощью методики, применяемой для количественно-анатомической характеристики листа (Мокроносов,

ТАБЛИЦА 1

Эколого-биологическая характеристика доминантных видов горнотундрового пояса г. Вудъяврчорр

№ п/п	Виды	Семейство	Жизненная форма	Экоморфа
1	*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.	*Ericaceae*	вк	к
2	*Dryas octopetala* L.	*Rosaceae*	вк	к
3	*Empetrum hermaphroditum* Hager.	*Empetraceae*	вк	к
4	*Linnaea borealis* L.	*Caprifoliaceae*	вк	к
5	*Loiseleuria procumbens* L.	*Ericaceae*	вк	к
6	*Phyllodoce coerulea* L.	*Ericaceae*	вк	к
7	*Vaccinium vitis-idaea* L.	*Vacciniaceae*	вк	к
8	*Arctous alpina* L.	*Ericaceae*	лк	к
9	*Betula nana* L.	*Betulaceae*	лк	к
10	*Salix polaris* L.	*Salicaceae*	лк	к
11	*S. reticulata* L.	*Salicaceae*	лк	к
12	*Vaccinium uliginosum* L.	*Vacciniaceae*	лк	м
13	*V. myrtillus* L.	*Vacciniaceae*	лк	к
14	*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.	*Onagraceae*	тм	к
15	*Geranium sylvaticum* L.	*Geraniaceae*	тм	м
16	*Oxyria digyna* (L.) Hill.	*Polygonaceae*	тм	м
17	*Trollius europaeus* L.	*Ranunculaceae*	тм	м
18	*Solidago lapponica* Wither.	*Asteraceae*	тм	м

Примечание. вк — вечнозеленый кустарничек, лк — листопадный кустарничек, тм — травянистый многолетник, к — ксерофит, м — мезофит.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика листьев доминантных видов горнотундрового пояса г. Вудъяврчорр

Виды	Площадь листа, см^2	Толщина листа, мкм	Толщина эпидермиса, мкм		Число слоев мезофилла
			верхнего	нижнего	
Arctostaphylos uva-ursi	0.80 ± 0.04	543 ± 10.3	39.8 ± 1.3	36.4 ± 2.1	4п + 15г
Dryas octopetala	0.60 ± 0.02	186 ± 9.2	14.3 ± 1.2	11.5 ± 1.8	3п + 4г
Linnaea borealis	0.51 ± 0.03	192 ± 18.6	24.3 ± 1.5	22.8 ± 2.0	2п + 3г
Vaccinium vitis-idaea	0.50 ± 0.07	396 ± 18.8	22.5 ± 0.2	21.1 ± 0.2	3—4п + 5—9г
Phyllodoce coerulea	0.06 ± 0.01	406 ± 7.4	13.0 ± 2.6	10.4 ± 1.9	2п + 3г
Empetrum hermaphroditum	0.04 ± 0.01	700 ± 16.5	20.1 ± 0.1	18.5 ± 0.1	1—2п + 11г
Loiseleuria procumbens	0.012 ± 0.005	319 ± 15.6	14.5 ± 3.7	12.8 ± 5.3	2—3п + 4—5г
Salix reticulata	4.30 ± 0.09	289 ± 14.7	18.5 ± 4.3	15.9 ± 2.7	2—3п + 6—7г
Arctous alpina	1.30 ± 0.06	193 ± 5.9	15.3 ± 2.9	13.6 ± 1.4	1—2п + 3г
Salix polaris	0.97 ± 0.06	147 ± 12.1	32.5 ± 1.1	31.2 ± 1.6	2—3п + 3г
Betula nana	0.90 ± 0.10	221 ± 10.9	30.0 ± 0.2	25.1 ± 0.3	2п + 5—6г
Vaccinium uliginosum	0.90 ± 0.10	212 ± 2.4	26.5 ± 0.2	24.0 ± 0.1	1—2п + 3—4г
V. myrtillus	0.30 ± 0.05	163 ± 11.4	12.0 ± 0.1	11.2 ± 0.1	1—2п + 2—3г
Trollius europaeus	33.0 ± 2.7	315 ± 15.4	31.2 ± 1.3	26.7 ± 2.1	1п + 7г
Geranium sylvaticum	28.5 ± 3.7	193 ± 7.9	39.2 ± 2.5	35.7 ± 3.6	1п + 5г
Solidago lapponica	5.3 ± 0.14	225 ± 11.8	30.2 ± 0.9	28.5 ± 1.5	1—2п + 4г
Chamaenerion angustifolium	4.20 ± 0.11	195 ± 13.2	28.3 ± 3.1	31.5 ± 2.3	2п + 3—4г
Oxyria digyna	4.1 ± 0.18	380 ± 18.2	43.1 ± 3.8	22.9 ± 2.7	1—2п + 4г

Примечание. п — палисадная, г — губчатая ткань.

Борзенкова, 1978; Кахнович, 1980; Мокроносов, 1981; Горышина, 1989). Пробы отбирали в конце июля—начале августа (полностью сформированные листья), фиксировали в смеси Гаммалунда (Фурст, 1979), делали срезы безопасной бритвой. Работу проводили с помощью микроскопа МБИ-3, используя для измерений счетную линейку. Число хлоропластов в единице площади подсчитывали на препаратах из мацерированного листа. Повторность всех измерений 30—50-кратная. Математическую обработку проводили по Г. Н. Зайцеву (1990).

Площадь ассимилирующих органов растений и содержание в них сухой массы определяли одновременно с фиксацией проб для анатомических исследований, после чего рассчитывали удельный вес листьев. Содержание зеленых пигментов определяли по общепринятым методикам (Сапожников и др., 1978; Lichtenthaler, Wellburn, 1983).

Результаты и обсуждение

Морфо-анатомическая характеристика растений представлена в табл. 2. Изученные вечнозеленые кустарнички четко делятся на 2 группы: с размером листа более 0.5 см^2 и с мелкими листьями — менее 0.05 см^2. По толщине листа особенно выделяются *Empetrum hermaphroditum* и *Arctostaphylos uva-ursi*, они же имеют наибольшее число слоев губчатой ткани. Кроме того, следует отметить, что 1-й вид имеет изолатеральный тип строения листа. Среди листопадных кустарничков самый крупный и толстый лист с наибольшим числом слоев мезофилла имеет *Salix reticulata*. У 2 бореальных видов (*Trollius europaeus* и *Geranium sylvaticum*) листовая пластинка достигает 30 см^2 с 6—8-слойной паренхимой. Самый толстый лист среди травянистых

ТАБЛИЦА 3

Количественная характеристика мезофилла листьев доминантных видов горнотундрового пояса г. Вудъяврчорр

Виды	Число клеток в мезофилле, тыс./см^2	Объем одной палисадной клетки, мкм^3	Количество хлоропластов в мезофилле, тыс./мм^2
Arctostaphylos uva-ursi	36.6	8.6	762 ± 48.7
Dryas octopetala	30.7	4.0	226 ± 20.5
Phyllodoce coerulea	20.8	8.4	138 ± 6.9
Vaccinium vitis-idaea	17.3	7.7	288 ± 14.1
Loiseleuria procumbens	13.6	11.7	278 ± 18.2
Empetrum hermaphroditum	8.5	12.6	178 ± 16.3
Linnaea borealis	8.0	9.3	168 ± 14.8
Betula nana	28.1	6.3	334 ± 23.8
Arctous alpina	26.6	4.2	467 ± 28.4
Salix reticulata	22.3	6.7	296 ± 13.7
Vaccinium myrtillus	18.0	5.6	197 ± 9.9
Salix polaris	13.6	8.6	215 ± 15.3
Vaccinium uliginosum	6.6	11.0	145 ± 8.9
Solidago lapponica	26.1	11.8	340 ± 28.5
Chamaenerion angustifolium	18.7	7.4	379 ± 26.8
Oxyria digyna	6.3	37.8	224 ± 18.7
Geranium sylvaticum	5.1	19.3	350 ± 30.7
Trollius europaeus	4.8	40.8	238 ± 25.6

ТАБЛИЦА 4

Сравнительная характеристика фотосинтетического аппарата растений горнотундрового пояса г. Вудъяврчорр

Показатели	Жизненные формы			Экологические группы		Тип строения мезофилла	
	вк (7)	лк (6)	тм (5)	к (13)	м (5)	дв (17)	ил (1)
Площадь листа, см^2	0.36	1.45	15.02	1.11	14.36	5.07	0.04
Толщина листа, мкм	392	204	262	304	265	269	700
УВЛ, г сырой массы/дм^2	3.53	2.18	2.38	2.88	2.46	2.75	2.90
УПП, г сухой массы/дм^2	1.76	0.78	0.48	1.28	0.56	1.07	1.20
Число хлоропластов в палисадной клетке, шт.	17	17	40	17	39	23	23
Число клеток мезофилла, тыс./см^2	19.36	19.18	12.20	20.20	9.78	17.84	8.50
Объем палисадной клетки, мкм^3	8.9	7.1	23.4	7.8	24.1	12.3	12.6
Число хлоропластов в мезофилле, тыс./см^2	291	276	306	302	259	297	178

Примечание. В скобках дано число видов. дв — дорзовентральный, ил — изолатеральный. Остальные обозначения те же, что и в табл. 1.

многолетников отмечен у *Oxyria digyna*. У измеренных видов не выявлено значимых различий в толщине верхнего и нижнего эпидермиса (кроме *Oxyria digyna*, у которой верхний эпидермис почти в 2 раза толще нижнего).

Количественные характеристики фотосинтетического аппарата листа у изученных видов заметно различаются (табл. 3). Число клеток в мезофилле у растений разных жизненных форм колеблется в пределах от 5 до 37 тыс./мм^2. Максимальный объем

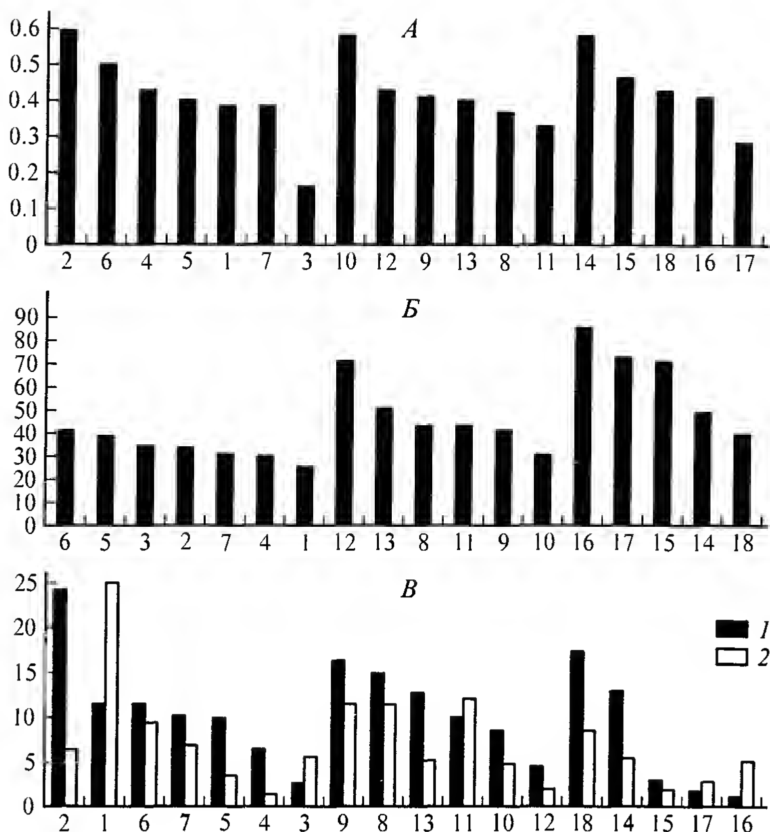


Рис. 1. Характеристика мезофилла растений горной тундры.

А — по коэффициенту палисадности. По оси ординат — отношение палисадной ткани к губчатой. *Б* — по высоте палисадной ткани. По оси ординат — высота ткани, мкм. *В* — по количеству клеток в ткани мезофилла. По оси ординат — число клеток в ткани, тыс. шт. в 1 мм^2. По оси абсцисс в *А*, *Б* и *В* — виды растений по порядковому номеру (табл. 1). *1* — палисадная, *2* — губчатая ткань.

палисадной клетки выявлен у мезофитов (*Trollius europaeus*, *Oxyria digyna*, *Geranium sylvaticum*). По насыщенности мезофилла пластидами выделяется *Arctostaphylos uva-ursi*, имеющий относительно крупный и толстый лист (табл. 2).

При сравнении групп растений по принадлежности к жизненным формам (табл. 4) выявлено, что самые мелкие и толстые листья имеют вечнозеленые кустарнички, они также отличаются высокой плотностью тканей листа. Листья травянистых многолетников крупнее в 40—50 раз, более тонкие и менее плотные. В крупных палисадных клетках травянистых многолетников содержится в 2.5 раза больше хлоропластов, чем в листьях кустарничков. У мезофитов, к которым относятся главным образом травянистые многолетники, площадь листа почти в 15 раз больше, чем у листопадных кустарничков, кроме того, в 2 раза больше хлоропластов в очень крупных палисадных клетках. Почти все изученные растения имеют дорзовентральный тип строения листа (изолатеральные листья характерны только для *Empetrum hermaphroditum*). Последний вид имеет самые толстые и мелкие листья с относительно низким числом хлоропластов в мезофилле (табл. 4).

На рис. 1 представлена характеристика мезофилла изученных растений, где для каждой жизненной формы они расположены в порядке убывания величин показателей, причем порядок расположения растений не совпадает. Коэффициент палисадности (отношение толщины палисадной ткани к толщине губчатой) изменяется в пределах от 0.6 до 0.3—0.4 во всех 3 группах. Исключение составляет *Empetrum*

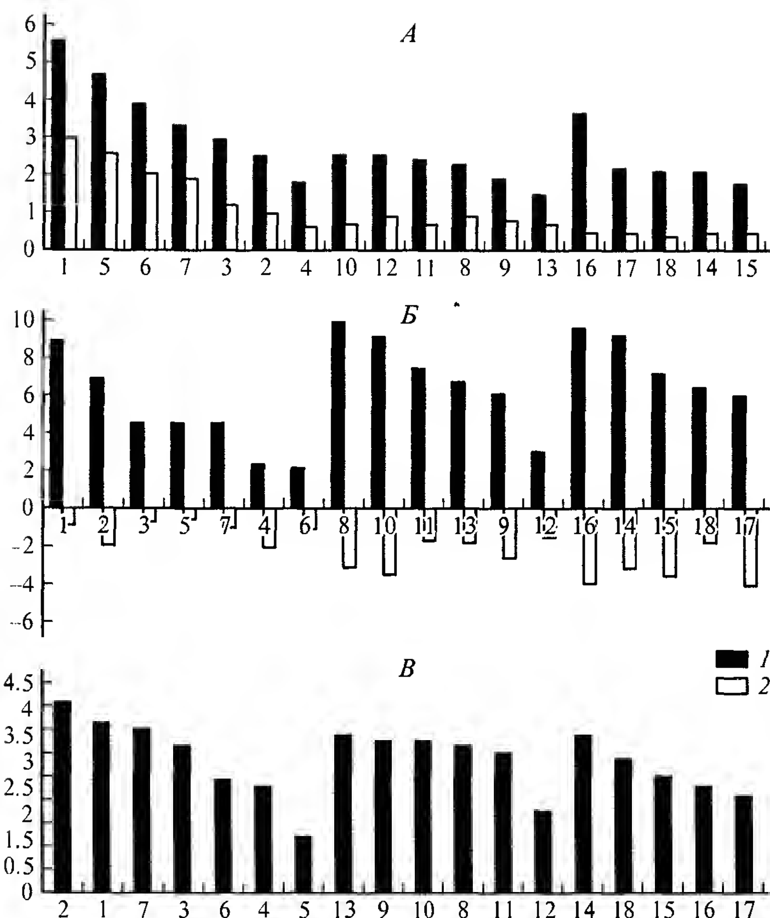


Рис. 2. Характеристика ассимилирующих органов растений горной тундры.

А — по удельной плотности листьев растений. По оси ординат: *1* — г сырой массы/дм^2, *2* — УПП, г сухой массы/дм^2. *Б* — по CO_2-газообмену растений. По оси ординат: *1* — фотосинтез, *2* — дыхание, мг CO_2/дм^2. *В* — по содержанию пигментов в листьях растений. По оси ординат — мкг/дм^2. По оси абсцисс в *А*, *Б* и *В* — виды растений по порядковому номеру (табл. 1).

hermaphroditum, у которого коэффициент палисадности самый низкий — 0.16 (рис. 1, *А*). Это указывает на то, что у всех изученных растений высота губчатой паренхимы больше высоты палисадной. Высота палисадной клетки (рис. 1, *Б*) у вечнозеленых кустарничков изменяется в небольших пределах и в целом заметно ниже, чем у листопадных кустарничков и травянистых многолетников. У последних 2 групп высота палисадной клетки варьирует в 1.5—2.0 раза. Количество палисадных клеток не у всех растений превышает число губчатых (рис. 1, *В*). Особенно выделяются *Arctostaphylos uva-ursi*, *Empetrum hermaphroditum*, *Oxyria digyna*, у которых губчатых клеток почти в 2 раза больше, чем палисадных. Эти растения имеют многослойную губчатую ткань (табл. 2) с небольшими межклетниками.

Поверхностная плотность листьев изученных растений представлена на рис. 2, *А*. Хорошо видно, что плотность листьев разных видов вечнозеленых кустарничков колеблется от 3 до 6 г/дм^2 по сырой массе и от 1 до 3 г/дм^2 по сухой массе. Листопадные кустарнички и травянистые многолетники почти выровнены по этим показателям (за исключением *Oxyria digyna*, у которой УВЛ почти в 2 раза выше, чем у остальных). Самая высокая интенсивность газообмена (рис. 2, *Б*) выявлена у *Arctostaphylos uva-ursi*, *Arctous alpina*, *Salix polaris*, *Oxyria digyna*, *Chamaenerion angustifolium* (9—10 мг CO_2/дм^2). Тесная корреляционная связь (r = 0.79) интенсив-

ности фотосинтеза и содержания хлорофиллов (рис. 2, *Б*) выявлена только у вечнозеленых кустарничков; для листопадных кустарничков и травянистых многолетников связь оказалась слабой.

В заключение следует отметить, что изученные растения горной тундры Хибин, относящиеся к наиболее широко распространенным жизненным формам, проявляют некоторые черты сходства и различия. По строению мезофилла большинство имеет дорзовентральный тип листа. Для них характерны 1—2-слойная палисадная паренхима и многослойная губчатая ткань. По толщине эпидермисов различия незначительны. Вечнозеленые кустарнички имеют мелкие и более толстые листья по сравнению с другими видами. Крупная листовая пластинка принадлежит травянистым многолетникам — типичным мезофитам. Утолщение листа растений хибинской тундры происходит главным образом за счет увеличения количества слоев губчатой ткани и в меньшей степени — палисадной, а не за счет увеличения размеров клеток. Исключение составляет *Vaccinium uliginosum*, которая по сравнению с растениями лесного пояса, имеет крупные клетки мезофилла. Отличие этого кустарничка, вероятно, связано с его влаголюбием и, как следствие этого, мезоморфным типом листа (Похилько, 1987). Толстые листья с высокой долей мезофилла обеспечивают эффективное использование света, что позволяет растениям нормально фотосинтезировать и создавать необходимую продукцию органического вещества в течение короткого вегетационного периода в Хибинских горах (Шмакова и др., 1996). Поэтому наличие толстой листовой пластинки в сочетании с многослойной палисадной тканью, состоящей из мелких клеток, можно рассматривать как адаптацию растений к сухим и холодным условиям высокогорий. Тесная корреляционная зависимость ($r = 0.79$) интенсивности фотосинтеза и содержания пигментов выявлена только у вечнозеленых кустарничков.

Увеличение набора видов и их биологического разнообразия в дальнейших исследованиях позволит выявить экологические свойства групп видов в связи с адаптацией к условиям среды.

Благодарности

Работа выполнена на базе Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН (г. Кировск—6, Мурманской обл.) при финансовой поддержке проекта Молодежной комиссии РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринов М. Г. Мезоструктура фотосинтетического аппарата растений различных климатических зон // Серия препринтов «Научные доклады». Сыктывкар, 1988. 18 с.

Борисовская Г. М. Анатомическое строение листьев некоторых видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) тундры // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1629—1636.

Борисовская Г. М. Анатомическое строение листа в связи с приспособлением растений к условиям Крайнего Севера // Матер. I Всесоюз. совещ. по экологической анатомии растений. Ташкент, 1987. С. 19—21.

Борисовская Г. М., Евпятьева М. Г. Изменчивость анатомо-морфологических признаков листа багульника (*Ledum palustre* L.) в различных популяциях тундры и бореальной зоны // Вестн. Ленинград. ун-та. 1991. Сер. Биол. Вып. 2. № 10. С. 32—38.

Борисовская Г. М., Хитун О. В. О некоторых чертах структурной адаптации бореальных растений к условиям Арктики // Вестн. Ленинград. ун-та. 1986. Сер. Биол. Вып. 1. № 10. С. 15—22.

Буболо Л. С. Некоторые особенности анатомии листа растений арктической тундры // I Всесоюз. конф. по анатомии растений: Тез. докл. Л., 1984. С. 24—25.

Буболо Л. С. Строение хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 22 с.

Булычева Т. М., Кудрявцева О. В. Анатомо-физиологическая характеристика листьев растений Хибин. Апатиты, 1993. 42 с.

Вихирева-Василькова В. В. Морфо-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л., 1966. С. 126—163.

Вихирева-Василькова В. В. Анатомическое строение листьев // Экология и биология растений восточно-европейской лесотундры. Л., 1970. С. 227—253.

Вихирева-Василькова В. В. Анатомическое строение листа некоторых видов арктических осок // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 373—381.

Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 203 с.

Дервиз-Соколова Т. Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *S. phlebophylla* Anderss. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 2. С. 28—38.

Дервиз-Соколова Т. Г. Основные особенности анатомии листьев арктоальпийских ив и других психрофитов // Биол. науки. 1981. № 6. С. 58—63.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с.

Кахнович Л. В. Фотосинтетический аппарат и световой режим. Минск, 1980. 144 с.

Кудрявцева О. В. Анатомо-физиологическая характеристика листьев растений рода *Vaccinium* в Хибинах // Почвообразование и фотосинтез растений в Кольской Субарктике. Апатиты, 1994. С. 108—124.

Кудрявцева О. В. Структурно-функциональная характеристика листьев растений рода *Vaccinium* в Хибинах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 18 с.

Мирославов Е. А. Структурные адаптации растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 20—26.

Мирославов Е. А., Буболо Л. С. Ультраструктурные аспекты адаптации растений к условиям Крайнего Севера // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин, 1984. С. 113—117.

Мирославов Е. А., Кравкина И. М. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 368—375.

Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Котеева Н. К. Сравнительная анатомия листа растений арктической и бореальной зоны // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 21—27.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.

Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. № 3. С. 119—133.

Похилько А. А. Жизненные формы высших сосудистых растений, произрастающих в разных климатических поясах Хибин // Бот. исследования за Полярным кругом. Л., 1987. С. 3—9.

Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова И. А., Попова О. Ф., Королева О. Я. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1586—1592.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистологического исследования растительных тканей. М., 1979. 156 с.

Шмакова Н. Ю., Лукьянова Л. М., Булычева Т. М., Кудрявцева О. В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 1996. 125 с.

Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 180 с.

Lichtenthaler N. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 11. N 5. P. 591—592.

SUMMARY

Some characteristics of the assimilate organs are presented for 18 dominant plant species from the communities growing at 450—500 m above sea level in the mountain tundra in Khibiny mountains. The general adaptive traits of their morphology, anatomy and physiology are given. Characteristic of dwarf shrubs (mostly xerophytes) are small leaves, thick leaf blades, high specific leaf weight and a large number of small-celled mesophyll layers. The leaves of mesophytic herbaceous perennial plants were larger, and of median thickness; their mesophyll consisted of fewer layers of larger cells as compared with those of shrubs. Photosynthetic apparatus of the studied plants is well formed and they are well adapted for growing in the mountain tundra beyond arctic circle. Anatomical and physiological distinctions of different plant growth forms are revealed.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.992. (925.4)

© В. П. Викторов

О ТАКСОНОМИИ ГРУППЫ РОДСТВА *CAMPANULA BELLIDIFOLIA* (*CAMPANULACEAE*)

V. P. VICTOROV. ON THE TAXONOMY OF *CAMPANULA BELLIDIFOLIA* (*CAMPANULACEAE*) AFFINITY

Московский государственный педагогический университет
Поступила 06.08.1999
Окончательный вариант получен 23.04.2001

Выявлен высокий уровень изменчивости *Campanula bellidifolia*, обсуждены его таксономия и номенклатура. Приведены новые комбинации, ключ для определения подвидов и лектотипы *Campanula bellidifolia* и *C. bellidifolia* subsp. *meyeriana* (Rupr.) Victorov (*C. meyeriana* Rupr.).
Ключевые слова: таксономия, лектотип, изменчивость, вид, подвид, *Campanula*, Кавказ.

Секция *Scapiflorae* (Boiss.) Char. — одна из наиболее сложных в таксономическом отношении в роде *Campanula* L. Прежде всего это связано с тем, что для многих таксонов характерны высокая степень вариабельности и перекрывание пределов изменчивости таксономически значимых признаков. На степень проявления признака существенное влияние оказывают экологические (в том числе эдафические) условия. Кроме того, между географическими и локальными популяциями отдельных видов нет изоляции.

Довольно трудно с уверенностью определять колокольчики по имеющимся ключам. В первую очередь это относится к кавказским видам *Campanula aucheri* A. DC., *C. saxifraga* Bieb., *C. argunensis* Rupr., *C. bellidifolia*, *C. circassica* Fomin и др.

Ан. А. Федоров во «Флоре СССР» (1957) для Кавказа приводил 21 вид из подсекции *Scapiflorae* (Boiss.) Fed. Несколько позже А. М. Амирханов и А. Л. Комжа (Амирханов, 1974; Амирханов, Комжа, 1984) описали еще 3 вида. М. Э. Оганесян (1993) при таксономическом анализе подрода *Scapiflorae* (Boiss.) Oganesian объединила 11 видов из данного родства в 1 (*C. saxifraga*) с 4 подвидами. А. А. Колаковский (1995) часть видов рассматривал в пределах агрегата *Hemisphaera aucheri* aggr. Все это побудило нас еще раз вернуться к таксономическому анализу данной группы.

Материалом послужили собственные наблюдения и сборы в Северной Осетии, Кавказском заповеднике, Армении, а также образцы гербариев LE, MW, TBI, ERE, MHA, MOSP. Полученные данные обработаны с использованием одномерной и многомерной статистики. В частности, применяли факторный анализ (анализ главных компонент) и кластерный анализ, при необходимости строили дендрограммы.

Биометрические измерения взрослых генеративных особей проводили по 22 признакам: число побегов у особи; длина побега и длина соцветия; число узлов генеративного побега (общее число узлов, включая соцветие, число узлов в соцветии, число узлов до соцветия); число цветков; длина венчика и его диаметр; длина и ширина основания чашелистиков; длина и ширина основания придатков чашечки; длина и ширина листовой пластинки в средней части генеративного побега; длина черешка листа розеточного побега, длина и ширина листовой пластинки; степень опушения стебля, листа, чашечки и венчика. При анализе также использовали 8 относительных признаков — индексов: отношение длины венчика к диаметру венчика, длины венчика к длине чашелистиков, длины чашелистиков к диаметру чашелистиков, длины чашелистиков к длине придатков чашечки, длины придатков чашечки к ширине придатков чашечки, длины листовой пластинки розеточного побега к ширине листовой пластинки, длины листовой пластинки генеративного побега к ширине листовой пластинки, числа узлов до соцветия к числу узлов в соцветии.

В результате проведенного анализа нами введены существенные изменения в таксономию группы. Безусловно, «хорошими» видами являются *Campanula tridentata* Schreb., *C. ciliata* Stev., *C. dzaaku* Albov. Часть таксонов мы рассматриваем в качестве подвидов очень полиморфного *C. bellidifolia*, некоторые наименования отнесены в синонимы. Отмечено образование гибридных форм между *C. bellidifolia* и *C. petrophila* Rupr., *C. bellidifolia* и *C. tridentata*.

В настоящей статье нами приводятся таксономический конспект и ключ для определения 5 подвидов *C. bellidifolia*, для которых предложены новые комбинации. Распространение подвидов дано в соответствии с районированием А. Л. Тахтаджяна и Ю. Л. Меницкого (Меницкий, 1991).

1. *Campanula bellidifolia* Adam, 1805, in Weber fil et Mohr, Beitr. Naturk. 1 : 47; Фед. 1957, Фл. СССР, 24 : 272; Oganesian, 1995, Candollea, 50 : 297. — *C. adami* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 155. — *Hemisphaera bellidifolia* (Adam) Kolak. et Serdjukova, 1984, в Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 162; Колак. 1991, Колокольчиковые Кавказа: 120.

Описан из Осетии («in Ossetia»).

Лектотип (Федоров, 1957 : 272): «Habitat in rupium fissuris ad Lars» (LE!).

Голотип данного вида находился в Берлине, но, как указывает А. А. Колаковский (1991), утерян. В LE имеется гербарный экземпляр с надписью, сделанной рукою Адама: «Campanula rupestris mihi, habitat in rupium fissuris ad Lars». Ан. А. Федоров указывает в примечании к данному виду во «Флоре СССР» (1957), что автор изменил первоначальное название вида на *C. bellidifolia*, не внеся изменений на этикетке, и предлагает рассматривать этот образец (гербарный экземпляр) в качестве изотипа. Поскольку голотип утерян, данный образец мы предлагаем считать лектотипом.

1a. *Campanula bellidifolia* subsp. *bellidifolia* — *C. ardonensis* Rupr., 1867, Bull. Acad. Sci. Petersb. 11 : 185; Фед., 1957, Фл. СССР, 24 : 275; Oganesian, 1995, Candollea, 50 : 297. — *C. kryophila* Rupr., 1867, l. c.: 184; Фед., 1957, цит. соч.: 276; Oganesian, 1995, l. c.: 296. — *C. sosnowskyi* Char., 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 13 : 109; Фед., 1957, цит. соч.: 273. — *C. zeyensis* Amirchanov et Tavasiev, 1974, Бюл. МОИП, Отд. биол., 84, 6 : 119; Oganesian, 1995, l. c.: 296. — *C. songutica* Amirchanov, 1984, Бот. исслед. в заповедн. РСФСР: 136; Oganesian, 1995, l. c.: 298. — *C. kadargavanica* Amirchanov et Komzha, 1984, цит. соч.: 138; Oganesian, 1995, l. c.: 296. — *Hemisphaera ardonensis* (Rupr.) Kolak. et Serdjukova, 1984, в Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 162; Колак. 1991, Колокольчиковые Кавказа: 122. — *H. kryophila* (Rupr.) Kolak., 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 166; Колак., 1991, цит. соч.: 123. — *H. sosnowskyi* (Char.) Kolak., 1984, цит. соч.: 167.

Произрастает на скалах, осыпях и моренах в среднем, субальпийском, изредка в альпийском горных поясах.

ЦК: В. Тер. (верховья рек Терек, Фиагдон, Ардон); ВК: Ассо-Арт. (граница с В. Тер.); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (граница с В. Тер.). Эндемик.

Для Осетии описано 8 видов из родства *C. bellidifolia* (6 из них признаны Оганесян (1993)). В примечании к некоторым таксонам отмечена необходимость дополнительного их изучения в природе.

Основные различия таксонов связаны с особенностью строения розеточных листьев (форма листовой пластинки, размеры черешка), а также цветка (опушение цветочной трубки, или «цветоложа», размеры придатков чашечки). Эти признаки, как и другие изученные нами, оказались довольно изменчивыми даже в пределах одной особи. Использование статистических методов подтвердило, что между таксонами, описанными Адамом и Рупрехтом, есть переходные формы. Это подтверждено описанием 3 видов Амирхановым с соавт. (Амирханов, 1974; Амирханов, Комжа, 1984). Не очень убедительно звучат дополнительные сведения о *C. kadargavanica* Amirchanov et Komzha (Амирханов, 1984). Нами отмечено еще несколько переходных форм в пределах этого подвида.

1b. Campanula bellidifolia subsp. saxifraga (Bieb.) Victorov comb. nov. — *C. saxifraga* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 155; Фед., 1957, Фл. СССР, 24 : 267. — *C. circassica* Fomin, 1905, Мат. Фл. Кавк. 4, 6 : 52; Фед., 1957, цит. соч.: 274; Oganesian, 1995, Candollea, 50 : 297. — *C. anomala* Fomin, 1905, цит. соч. 4, 6 : 53; Фед., 1957, цит. соч.: 274. — *Hemisphaera anomala* Kolak. et Serdjukova, 1984, цит. соч.: 162. — *H. saxifraga* (Bieb.) Kolak., 1984. Охр. прир. Груз. 12 : 167. — *H. circassica* (Fomin) Kolak. et Serdjukova, 1984 в Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 166; Колак., 1991, Колокольчиковые Кавк. : 121.

Описан с Центрального Кавказа.

Тип: «Ex summo monte Beschtau» (LE!).

На скалах, осыпях, лужайках в среднем и верхнем горных поясах.

ЗК: Бело-Лаб. (юго-вост.), Урун-Теб., В. Куб. (юго-вост. часть); ЦК: В. Кум., Малк.; ЗЗ: Инг.-Рион.

Таксон очень полиморфный, по внешнему виду близкий к *C. bellidifolia* subsp. *aucheri*, образующий с ним переходные формы в обширной зоне. Однако, как справедливо отмечают практически все исследователи (Фомин, 1907; Колаковский, 1991 и др.), типичные формы этих таксонов отличаются опушением всего растения и особенностями строения цветка, в частности отношением длины венчика к длине чашелистиков.

Описанные А. Фоминым (1905) виды *C. circassica* и *C. anomala* представляют собой формы, не имеющие обособленных ареалов.

1c. Campanula bellidifolia subsp. aucheri (A. DC.) Victorov comb. nov. — *C. aucheri* A. DC. 1839. Prodr. 7, 2 : 460; Фед., 1957, Фл. СССР, 24 : 261. — *C. saxifraga* subsp. *aucheri* (A. DC.) Oganesian, 1993, Бот. журн. (Ленинград), 78, 3 : 149; id. 1995, Candollea, 50 : 282. — *C. alpigena* C. Koch, 1850, Linnaea 23 : 638; Фед., 1957, цит. соч.: 264. — *C. gilanica* Rupr., 1867, Bull. Acad. Sci. Petersb. 11 : 182. — *C. pubiflora* Rupr., 1867, l. c.: 179. — *C. fallax* Rupr., 1867, l. c.: 184. — *C. ruprechtii* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 905; Фед., 1957, цит. соч.: 267. — *C. radchensis* Char., 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 13 : 53; Фед., 1957, цит. соч.: 262; Oganesian, 1995, l. c.: 297. — *C. armazica* Char., 1947, цит. соч.: 51; Фед., 1957, цит. соч.: 263. — *Hemisphaera armazica* (Char.) Kolak., 1984, цит. соч.: 163. — *H. aucheri* (A. DC.) Kolak., 1984, Охр. прир. Груз. 12 : 163; id. 1991, Колокольчиковые Кавказа: 116. — *H. radchensis* (Char.) Kolak., 1984, цит. соч.: 167.

Описан из Восточной Турции.

Тип: «In montibus Armeniae, Aucher» (G.).

На скалах, осыпях, моренах в альпийском и субальпийском поясах.

ЗЗ: Рион.-Квир. (вост.), Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (юж. часть), Триал.-Н. Карт., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: все р-ны; ЮЗ: Ерев. (сев.-вост.), Сев., Дар., Нах. (вост.), Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб. (сев.). Общее распр.: Юго-Западная Азия (Сев. и Вост. Анатолия).

Полиморфный таксон, близкий к *C. bellidifolia* subsp. *saxifraga*, имеет с ним ряд переходных форм, на что указывал еще Фомин (1905). Но некоторая обособленность ареала, а также относительно постоянные признаки: опушенность всего растения, ланцетные листья и ширококолокольчатый венчик позволяют сохранить его в качестве подвида, в чем мы согласны с Оганесян (1993). Однако мы даем для него новую комбинацию в связи с признанием более тесных связей *C. bellidifolia* и *C. saxifraga*.

Следует признать правильным и отнесение Оганесян (1993) в синонимы к данному таксону *C. alpigena*, *C. armazica* Char. и *C. ruprechtii*. Они имеют ограниченные ареалы и признаки, укладывающиеся в пределы изменчивости *C. bellidifolia* subsp. *aucheri*. По этой же причине мы сводим в синонимы к данному подвиду и *C. radchensis* Charadze.

1d. Campanula bellidifolia subsp. argunensis (Rupr.) Victorov comb. nov. — *C. argunensis* Rupr., 1867, Bull. Acad. Sci. Petersb. 11 : 181; Фед., 1957. Фл. СССР,

24 : 268. — *C. saxifraga* subsp. *argunensis* (Rupr.) Oganesian, 1993, Бот. журн. (Ленинград), 78, 3 : 148; id. 1995, Candollea, 50 : 295. — *Campanula doluchanovii* Charadze, 1947, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 13 : 54; Фед., 1957, цит. соч.: 270. — *Hemisphaera doluchanovii* (Charadze) Kolak., 1984, цит. соч.: 158. — *H. argunensis* (Rupr.) Kolak. et Sedjukova, 1984, в Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 162.

Описан с Восточного Кавказа.

Тип: «Argun bei Jevdokimovskoje. 1860. Bayern» (LE!).

На скалах и осыпях в альпийском и субальпийском поясах.

ЦК: В. Тер. (вост. р. Терек); ВК (все р-ны); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Пшави); ВЗ: Алаз.-Агрич.

Таксон очень близкий к *C. bellidifolia* subsp. *saxifraga* и *C. bellidifolia* subsp. *aucheri*, что отмечал ранее Фомин (1905). О ранге *C. doluchanovii* справедливо высказалась Оганесян (1993), рассматривая данный таксон как форму *C. saxifraga* subsp. *argunensis*, произрастающую в очень благоприятных (теплых и влажных) экологических условиях и образующую с последним постепенные переходы. По-видимому, образует гибриды с *C. petrophila*.

1e. Campanula bellidifolia subsp. meyeriana (Rupr.) Victorov comb. nov. — *C. meyeriana* Rupr., 1867, Bull. Acad. Sci. Petersb. 11 : 188; Фед., 1957, Фл. СССР, 24 : 269. — *Campanula saxifraga* subsp. *meyeriana* (Rupr.) Oganesian, 1993, Бот. журн. (Ленинград), 78, 3 : 148; id. 1995, Candollea, 50 : 295. — *Campanula fominii* Grossh. 1933, Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, 1 : 56; Фед., 1957, цит. соч.: 271. — *Hemisphaera meyeriana* (Rupr.) Kolak. et Serdjukova, 1984, в Колак. Охр. прир. Груз. 12 : 166. — *H. fominii* (Grossh.) Kolak. et Serdjukova, 1984, цит. соч.: 166.

Описан с Вост. Кавказа.

Лектотип (Викторов, h. l.): «*Campanula biebersteiniana.* Enum. Cauc. Casp. N 701 Meyer.» (LE!).

На известняковых скалах в среднем и верхнем горных поясах.

ВК: Кубин. (г. Шахдаг, бассейн р. Кусарчай). Эндемик.

Подвид произрастает на восточной границе ареала *C. bellidifolia* и, как отмечает Оганесян (1993), представляет собой узколокальную расу, образующую переходные формы с *C. bellidifolia* subsp. *argunensis*. Мы также относим в синонимы к данному таксону *C. fominii* вследствие наличия множества переходных форм и отсутствия обособленного ареала.

Рупрехт описал *C. meyeriana* по нескольким экземплярам, что отмечено в первоописании. В качестве лектотипа мы предлагаем выбрать первый процитированный экземпляр, который к тому же сохранился лучше всего.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДВИДОВ *CAMPANULA BELLIDIFOLIA*

1. Розеточные листья лопатчатые. Цветочная трубка опушенная . . . . 2.
+ Розеточные листья линейные, линейно-ланцетные, округлые или овально-округлые . . . . . . 3.
2. Зубцы чашечки равны 1/2—1/3 длины венчика, сильно опушенные *C. bellidifolia* subsp. *argunensis*.
+ Зубцы чашечки в 4—5 раз короче венчика . . . . *C. bellidifolia* subsp. *meyeriana*.
3. Розеточные листья линейные или линейно-ланцетные. Все растение или отдельные его части опушены . . . . 4.
+ Розеточные листья округлые или овально-округлые с тонким черешком. Если листья линейные, то все растение совершенно голое . . . . *C. bellidifolia* subsp. *bellidifolia*.
4. Венчик опушенный, доли чашечки в 2—3 раза короче венчика . . . . . . *C. bellidifolia* subsp. *aucheri*.
+ Венчик голый, редко несколько опушенный, доли чашечки в 3—4 раза короче венчика . . . . *C. bellidifolia* subsp. *saxifraga*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амирханов А. М. Новый вид колокольчика с Центрального Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Вып. 6. С. 119—121.

Амирханов А. М., Комжа А. Л. Новые виды колокольчиков с Центрального Кавказа // Бот. иссл. в заповедниках РСФСР. М., 1984. С. 135—140.

Колаковский А. А. Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси, 1991. 175 с.
Колаковский А. А. Семейство колокольчиковых. М., 1995. 92 с.
Меницкий Ю. В. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
Оганесян М. Э. // Обзор видов подрода *Scapiflorae* рода *Campanula* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 145—157.
Федоров Ан. А. Семейство *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1957. Т. 24. С. 162—450.
Фомин А. В. Campanulaceae // Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1903—1907. Ч. 4. Вып. 6. С. 6—157.

SUMMARY

High variability is recorded for *Campanula bellidifolia* Adam. Its taxonomy and nomenclature are discussed. New combinations, a determination key for the subspecies and lectotypes of *C. bellidifolia* and *C. bellidifolia* subsp. *meyeriana* (Rupr.) Victorov (*C. meyeriana* Rupr.) are given.

УДК 582.522.1 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© Е. В. Мавродиев

ROHRBACHIA — НОВЫЙ РОД СЕМЕЙСТВА *TYPHACEAE*

E. V. MAVRODIEV. *ROHRBACHIA*, A NEW GENUS OF THE *TYPHACEAE*

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы
E-mail: evgeny@interdacom.ru
Поступила 14.12.1999
Окончательный вариант получен 04.10.2000

Устанавливается новый род *Rohrbachia* (*Typhaceae*). Приводится ключ для определения видов.
Ключевые слова: *Typhaceae*, *Rohrbachia*, *Typha*, *Typha minima*.

Анализ морфолого-биологических особенностей рогозов из подсекции *Rohrbachia* Kronf. ex Riedl убеждает в том, что ранг этого таксона следует повысить до родового.

Название нового рода базируется на действительно обнародованном названии подсекции, поэтому его латинский диагноз приводить необязательно. Однако новый латинский диагноз рода целесообразно привести вследствие того, что валидизирующий диагноз подсекции *Rohrbachia* очень неполный.

Rohrbachia (Kronf. ex Riedl) Mavrodiev comb. et stat nov. — *Typha* L. sect. *Bracteolatae* Graebn. subsect. *Rohrbachia* Kronf. ex Riedl, 1970, in Rech. f., Fl. Iran. 71 : 6; Леонова, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 330.

Plantae perennes, herbaceae, longe rhizomatosae, polycarpicae. Rhizoma hypogeogenum, sympodialiter et sparse ramosum. Cormi monocyclici vel dicyclici. Folia distichoalterna, vaginis fissis. Laminae acute denticulatae. Flores masculi nudi, plerumque monandri. Grana pollinis in tetradibus. Flores feminei bracteati. Pill florum feminearum numerosi, apicem versus globulato-incrassati. Stigma lineare. Apex spiculae femineae breviusculus, sine floribus abortivis. Fructus pericarpium haud rumpens.

Typus: *Rohrbachia minima* (Funk) Mavrodiev (*Typha minima* Funk).

Affinitas: Hoc genus genere *Typha* L. proximum, sed floribus masculis nudis, pilis florum feminearum apicem versus globulato-incrassatis, apice spicularum feminearum breviusculo, floribus abortivis nullis, laminae acute denticulatae, pericarpio haud rumpenti, rhizomate sparse ramoso differt.

Длиннокорневищные травянистые поликарпики с симподиально и рассеянно ветвящимися гипогеогенными корневищами и моно- или дициклическими побегами.

Листья расположены по двум ортостихам, т. е. двурядно, влагалища расколотые. Пластинки срединных листьев по краю с мелкими, вверх направленными зубчиками. Мужские цветки без околоцветника. Пыльцевые зерна в тетрадах. Женские цветки с прицветниками. Волоски женского околоцветника на верхушках ясно утолщенные. Рыльце линейное. Верхушка отдельных колосков женского соцветия короткая, лишена пистиллодиев (карподиев) и редуцированных цветков. Ни один из слоев околоплодника не разрывается.

Родство. От близкого рода *Typha* L. род *Rohrbachia* хорошо отличается лишенными околоцветника мужскими цветками, ясно утолщенными верхушками волосков женского околоцветника, короткой и всегда лишенной карподиев верхушкой женских колосков, зубчатыми краями пластинок срединных листьев и неразрывающимся перикарпием.

Тип: *Rohrbachia minima* (Funk) Mavrodiev (*Typha minima* Funk).

Род носит имя исследователя рогозов P. Rohrbach (1846—1871).

В мировой флоре новый род представлен следующими видами.

1. **Rohrbachia minina (Funk) Mavrodiev comb. nov.** — *Typha minima* Funk 1794, in Hoppe, Bot. Taschenbuch: 187; Б. Федч., 1934, Фл. СССР 1 : 216. — ?*T. intermedia* Schleich., 1800, Cat. Pl. Helv.: 59. — *T. elliptica* Gmel., 1808, Fl. Bad.: 603. — *T. nana* Avé-Lallem., 1829, Pl. Ital. Bor. Germ. Austr.: 19. — *T. bungeana* C. Presl, 1849, Epimel. Bot.: 239. — *T. lugdunensis* Chabert 1850, Bull. Soc. Hort. Rhone: 149. — *T. pallida* Pobed., 1950, Бот. мат. (Ленинград), 11 : 16.

Описан из Австрии; lectotypus (Riedl in Rechinger f., l. c.: 7): «Austria, Salzburg, Untersberger Moor, Funk» (W!).

Распространение — Центр. Европа; Средиз., Вост. Европа (Причерноморье); Кавказ: все районы. Ср. Азия: все районы (?Кыз.-Кум.); Зап. Сибирь (Верх.-Тоб. — Челябинская обл., Кунашакский р-н); Вост. Сибирь (Алт., Анг.-Саян. (Тува)); Балк.-Малоаз.; Арм.-Курд.; Иран., Дж.-Кашг.; Монг.; Яп.-Кит.

Указание *T. minima* для территории Ростовской обл. («Bei Tscherkask am Donflusse ... Henning», по Kronfeld, 1889 : 146) не подтверждено позднейшими сборами, а цитируемых Кронфельдом образцов Геннинга мы не видели.

2. **R. martinii (Jord.) Mavrodiev comb. nov.** — *T. martinii* Jord., 1851, Catal. Gartianop.: 8; Kronf., 1889, Verhandl. Zool. Bot. Ges. Wien, 39 : 148; Riedl, 1970, in Rech. f., Fl. Iran. 71 : 6. — *T. gracilis* Jord., 1848, Catal. Gartianop.: 28. — *T. davidiana* (Kronf.) Hand.-Mazz., 1938, Österr. Bot. Zeitschr. 87 : 133. — *T. stenophylla* auct. non Fisch. et Mey, Rohrb., 1869, Verhandl. Bot. Ver. Brandenburg, 11 : 90. — *T. lugdunensis* auct. non Chabert: C. D. K. Cook, 1980, Fl. Europ. 5 : 276.

Описан из Франции; lectotypus Riedl in Rechinger f., l. c.: 7: «Gallia, in insulis fluvii Rhone prope Lyon, Jordan» (GRM!).

Распространение — Центр. Европа; Средиз.; ?Балк.-Малоаз.; Иран., Монг.; Яп.-Кит. (Китай).

Во «Флоре Европы» (Cook, l. c.) вид приведен под названием *T. lugdunensis* Chabert, номенклатурный тип которого неизвестен. Анализ автотипа *T. lugdunensis* (LE) заставил нас согласиться с мнением M. Kronfeld (1889) и P. Graebner (1900) о необходимости отождествления этого вида с *T. minima*.

Образцов *T. haussknechtii* Rohrb., описанного предположительно с территории северо-восточной Турции и отнесенного более поздними исследователями к родству *T. martinii*, мы не видели, поэтому систематическое положение этого растения для нас пока не ясно.

3. **R. alekseevii (Mavrodiev) Mavrodiev comb. nov.** — *Typha alekseevii* Mavrodiev, 1999, Feddes Repert. 110 : 127.

Описан из Дагестана; typus: («Daghestania. Distr. Kisiljurtensis. Prope ostium fl. Prorva (Curu-Cajgu), 10 km ad meridiem ad pago Sulak. In demissis inter arenas litorales. 4 VI 1961, N. Tzvelev, S. Czerepanov, G. Nepli, A. Bobrov» (LE)).

Распространение — Кавказ (Предкавк., окр. Пятигорска; Дагестан, Южн. Закавк. — Нахичеванская АР).

Наш анализ морфологических особенностей растений *Rohrbachia* подтверждает мнение Ю. Е. Алексеева (1996) о существенном консерватизме структуры монокарпического побега однодольных. На основании проведенного анализа монокарпических побегов растений *Rohrbachia* приведем ключ для определения видов установленного рода.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ROHRBACHIA*

1. В пределах монокарпического побега ширина сухих листовых пластинок изменяется от 5 до 7—9 мм. монокарпический побег дициклический, пластинки вдоль не складываются. По крайней мере у части полностью сформированных пистиллодиев (карподиев) женского соцветия верхушка уплощенная, с небольшим заострением в центре. Женское соцветие 6—10 (12) см длины. Более или менее крупные растения, на первый взгляд, похожие на рогоз узколистный (*T. angustifolia* L. s. str.) . . . . 3. *R. alekseevii*.

\+ Пластинки срединных листьев часто, хотя бы на некотором протяжении вдоль сложенные, в сухом состоянии их ширина не превышает 4 (5) мм, монокарпический побег моноциклический или озимый моноциклический. Развитые пистиллодии (карподии) лишены плоской верхушки и хорошо заметного заострения. Женское соцветие не длиннее 7 см . . . . 2.

2. Листья с развитой пластинкой на монокарпическом побеге никогда не формируются, они есть только на побегах с неполным циклом развития, которые всегда укороченные. Листовая серия монокарпического побега представлена 12—16 (18) низовыми чешуевидными листьями и несколькими верховыми чешуями, обычно скоро опадающими и не всегда заметными. Растения цветут в апреле—мае . . . . 1. *R. minima*.

\+ Листья с развитой пластинкой на монокарпическом побеге формируются всегда: листовая серия монокарпического побега представлена не менее чем 20 листьями всех 3 формаций (верховыми и низовыми чешуями и развивающими пластинку срединными листьями). Растения цветут в августе—сентябре . . . . 2. *R. martinii*.

Сравним некоторые признаки установленного нового рода и соответствующие им морфолого-биологические особенности рода *Typha* L., лектотипом которого является *T. latifolia* L. (см. таблицу).

По данным Graebner (1900), которые мы не подтверждаем, в мужских цветках *Rohrbachia* очень редко можно наблюдать 3 тычинки. По нашим данным, у всех исследованных видов *Rohrbachia* мужской цветок состоит из единственной (sic!) тычинки. В свою очередь у видов *Typha* мы крайне редко наблюдали мужские цветки из единственной тычинки: в пределах мужского соцветия такие цветки всегда единичны и производят впечатление ненормально развитых. Как правило, тычинок в мужских цветках рогозов 3 или более (по нашим данным, до 8—9).

Столбик при плодах *Typha* обычно лишь частично отваливается или же полностью сохраняется, тогда как у *Rohrbachia* столбик у подавляющего большинства плодов отваливается полностью.

Не вдаваясь в анализ до сих пор практически не изученной карпологии *Typhaceae*, отметим, что в спаянном с семенем околоплоднике *Rohrbachia* обычно хорошо заметно более одного проводящего пучка. На первый взгляд, таких пучков именно 2, один из них располагается на брюшной, а другой — на спинной стороне плода. С другой стороны, у видов *Typha* в околоплоднике всегда хорошо заметен лишь 1 проводящий пучок (спинной), который располагается в разрывающемся экзокарпии.

Некоторые дополнительные различия можно найти и в структуре вегетативных органов. Нам удалось исследовать морфологические особенности корневища всех известных европейских и азиатских рогозов (кроме *T. elephantina* Roxb.). Оказалось, что жизненная форма растений *Rohrbachia* существенно отличается от жизненных форм *Typha*: первые всегда имеют рассеянно ветвящиеся корневища. Иными словами, дочерние апогеотропные (первоначально растущие вертикально вверх) и диагеотропные (первоначально растущие горизонтально) побеги растений *Rohrbachia* всегда отходят как от укороченных, так и от удлиненных междоузлий корневища. В свою очередь у рогозов корневище всегда ветвится концентрированно: дочерние апогео-

Некоторые морфолого-биологические особенности растений *Typha* и *Rohrbachia*

№ п/п	Род *Typha*	Род *Rohrbachia*
1	Околоцветник («прицветные волоски» или «чешуйки») у мужских цветков имеется.	Околоцветник («прицветные волоски» или «чешуйки») у мужских цветков отсутствует.
2	Волоски околоцветника женских цветков не бывают ясно утолщенными на верхушке.	Волоски околоцветника женских цветков на верхушке всегда ясно утолщенные.
3	Верхушка отдельных колосков женского соцветия значительно длиннее базального участка того же колоска и несет один или несколько пистиллодиев (карподиев) или редуцированный цветок в виде пучка волосков.	Верхушка отдельных колосков женского соцветия всегда короче базального участка того же колоска, не несет пистиллодиев (карподиев) или стерильных цветков в виде пучка волосков.
4	Наружный слой околоплодника (экзокарпий) всегда разрывается вдоль брюшного шва, внутренний слой околоплодника (эндокарпий) спаян с семенной кожурой.	Ни один из слоев околоплодника не разрывается.
5	Пластинки срединных листьев цельнокрайные.	Пластинки срединных листьев по краю обычно с многочисленными, очень мелкими, вверх направленными зубчиками, хорошо заметными на листьях живых растений (в гербарии они часто сминаются и не всегда заметны).
6	Растения водные или околоводные.	Прибрежно-луговые растения, нередко псаммофиты.
7	Встречаются почти повсеместно.	Встречаются только во внетропических районах Евразии преимущественно с субтропическим и умеренным климатом.

тропные и диагеотропные побеги рогозов отходят только от укороченных междоузлий корневища. «Рост усиления» у видов *Typha* обычно хорошо выражен, тогда как у *Rohrbachia* он, как правило, едва заметен или отсутствует.

Чешуевидные листья *Rohrbachia* длинные, их длина всегда в несколько раз превышает ширину. С другой стороны, у *Typha* длина (высота) чешуевидных листьев часто примерно равна их ширине или меньше ее.

Растения *Rohrbachia* никогда не скрещиваются с рогозами. В свою очередь гибриды между самыми разными видами *Typha* многочисленны и довольно обычны.

В заключение скажем, что виды рода *Rohrbachia* встречаются только на территории «Флоры Гинкго» (Попов, 1927). Указание «*T. minima*» для «Америки» (Kronfeld, 1889) ни разу не подтверждалось после выхода в свет цитируемой монографии и очень сомнительно. Но если предположение об общем характере ареала рода справедливо, то находки его видов можно ожидать на тихоокеанском побережье США. Возможно, какие-то из видов *Rohrbachia* будут встречены и в Северной Африке.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Ю. Е. Алексееву за помощь в подготовке данного сообщения и ряд ценных советов, данных им, связанных с анализом морфолого-биологических особенностей описываемого рода. Автор также благодарит Н. Н. Цвелёва за ряд замечаний по форме статьи, признателен Д. Д. Соколову, А. П. Сухорукову, В. М. Виноградовой, Н. К. Шведчиковой, П. Ю. Жмылеву, В. Г. Онипченко, В. Р. Филину и И. А. Губанову за советы, связанные с подготовкой статьи, и помощь в сборе некоторых материалов для нее.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е. Осоки. М., 1996. 251 с.

Попов М. Г. Геграфо-морфологический метод в систематике и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. 1927. Т. 17. Вып. 1. С. 221—290.

Graebner P. Typhaceae // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1900. Hf (IV, 8). S. 1—16.

Kronfeld M. Monographie der Gattung *Typha* Tourn. (*Typhinae* Agdh. *Typhaceae* Schur. Engl.) Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1889. Bd 39. S. 89—190.

SUMMARY

The genus **Rohrbachia (Kronf. ex Riedl) Mavrodiev comb. et stat. nov. (Typhaceae Juss.) is** established as a new for science with the following species: R. alekseevii **(Mavrodiev) Mavrodiev comb. nov** (= **Typha alekseevii Mavrodiev), R. martinii (Jord.) Mavrodiev comb. nova (Typha martinii Jord.), R. minima (Funk) Mavrodiev comb. nova** (= **Typha minima Funk**). A definition key for the *Rohrbachia* species is given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9:582.381.2

© Ю. А. Иваненко

DIPHASIASTRUM NIKOЁNSE (*LYCOPODIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ВО ФЛОРЕ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Yu. A. IVANENKO. *DIPHASIASTRUM NIKOËNSE* (*LYCOPODIACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF RUSSIA

Санкт-Петербургский государственный университет
Поступила 22.05.2000

Впервые для флоры Российской Федерации указан вид *Diphasiastrum nikoënse* (*Lycopodiaceae*). Обсужден характер взаимоотношений 2 родственных видов — *D. nikoënse* и *D. sitchense*. Приведены сравнения *D. nikoënse* и *D. sitchense* по нескольким признакам и сведения о распространении *D. nikoënse* на российском Дальнем Востоке.

Ключевые слова: флора России, *Diphasiastrum nikoënse*, Дальний Восток.

В 1879 г. A. Franchet и L. Savatier описали на материале из Японии новый вид плауна — *Lycopodium nikoënse* Franch. et Sav., но затем, в дополнении к этой же публикации, предложили комбинацию *Lycopodium alpinum* L. var *nikoënse* (Franch. et Sav.) Franch. et Sav. Японский ботаник H. Takeda (1909) предложил рассматривать этот таксон как разновидность плауна ситхинского — *L. sitchense* Rupr. var. *nikoënse* (Franch. et Sav) Takeda, а не плауна альпийского. Действительно, расположение филлоидов у *L. sitchense* var. *nikoënse* очередное, как у *L. sitchense* var. *sitchense*, а не крестообразное, как у *L. alpinum*. Согласно указанию Takeda, данная разновидность встречается в горах Средней и Северной Японии и на Итурупе (Курильские о-ва), тогда как «типичная» разновидность (*L. sitchense* var. *sitchense*) распространена в Северной Америке. Позднее J. Ohwi во «Флоре Японии» (1965) уточняет, что *L. sitchense* var. *nikoënse* произрастает в Японии на Хоккайдо, в центральных и северных районах Хонсю и на Кюсю, а за пределами Японии — на Курилах. *L. sitchense* var. *sitchense* встречается, по данным Ohwi, на Камчатке, Алеутских о-вах и в Северной Америке.

Американский ботаник J. Wilce (1965) в своей работе, посвященной систематике секции *Complanata* Victorin рода *Lycopodium* L., представила результаты сравнительно-морфологического изучения обеих разновидностей *L. sitchense*. Wilce отметила, что *L. sitchense* var. *nikoënse* характеризуется по сравнению с типовой разновидностью более длинными фертильными ветвями, более длинными филлоидами боковых вегетативных веточек и более крупными спорофиллоидами, хотя по всем этим признакам наблюдается перекрывание размеров. Кроме того, у *L. sitchense* var. *nikoënse* устьица многочисленны на обеих сторонах спорофиллоида, а у типовой разновидности число устьиц уменьшено на его абаксиальной стороне. Wilce считает, что статус разновидности наиболее уместен для *L. sitchense* var. *nikoënse*, однако не отрицает возможности изменения ранга этого таксона в результате дополнительного исследования более обширной коллекции образцов.

Следует отметить интересное замечание Wilce о морфологическом сходстве между *L. sitchense* var. *nikoënse* и *L. veitchii* Christ из Китая, видом, который является наиболее архаичным в секции *Complanata* рода *Lycopodium*. Это сходство данный

автор объясняет тем, что разновидность *L. sitchense* var. *nikoënse* более примитивна, чем *L. sitchense* var. *sitchense*. Мы полагаем, однако, что надежное сравнение степени филогенетической продвинутости таксонов ранга ниже подвида едва ли возможно.

J. Holub (1975) описал новый род *Diphasiastrum* Holub в семействе *Lycopodiaceae* Beauv. ex Mirb., в который включил все виды из секции *Complanata* рода *Lycopodium*. Род *Diphasiastrum* отличается от *Lycopodium* s. str. по таким важным таксономическим признакам, как строение боковых вегетативных веточек (у большинства представителей), основное число хромосом и строение заростка. В последние десятилетия *Diphasiastrum* был признан многими отечественными и зарубежными ботаниками (Харкевич, 1985; Шауло, 1988; Wagner, Beitel, 1993; Kukkonen, 1994; Черепанов, 1995). Мы также признаем *Diphasiastrum* и принимаем следующие комбинации в ранге вида для 2 рассматриваемых в данной статье таксонов: *Diphasiastrum sitchense* (Rupr.) Holub и *D. nikoënse* (Franch. et Sav.) Holub.

В отечественных сводках по флоре Дальнего Востока и России (Ильин, 1934; Ворошилов, 1966; Воробьев и др., 1974; Алексеев и др., 1982; Алексеев, 1983; Харкевич, 1985; Черепанов, 1995) нет указаний на произрастание *Diphasiastrum nikoënse* (*L. sitchense* var. *nikoënse*) на Курильских о-вах.

В 1986 г. в Гербарии биолого-почвенного ин-та ДВНЦ АН СССР (Владивосток, VLA) в материалах по *Diphasiastrum sitchense* автор обнаружил 7 гербарных образцов растений, которые позднее определил как *D. nikoënse*. Необычный облик этих растений — ярко-зеленый цвет, сравнительно высокие фертильные побеги, более или менее отстоящие от оси побега филлоиды — резко контрастировал с внешним видом «типичных» экземпляров *D. sitchense*. Приводим список местонахождений *D. nikoënse* на российском Дальнем Востоке: **Камчатская обл.**, Соболевский р-н. Бассейн р. Большая Воровская, сопка 911 м над ур. м. 24 VII 1980 г., М. Горшков; **Курильские о-ва**, о. Онекотан, окр. оз. Черное, вблизи вулкана Немо, на околоснежной лужайке вблизи зарослей кедрового стланика, группы. 11 VII 1981, В. Баркалов; о. Онекотан, долина р. Ольховая (Тихоокеанское побережье), на старых галечниках, группы 16 VII 1981, В. Баркалов; о. Парамушир, окр. г. Северо-Курильск (старый город), на склоне у реки Городская, по опушкам зарослей ольховника, часто. 11 IX 1979, В. Баркалов; **о. Итуруп**, верховье ручья Золонец, 5 км ЮВ бывшего пос. Сопочного, у зарослей кедрового стланика, часто. 14 VIII 1982, В. Баркалов.

К сожалению, мы не нашли дополнительного материала по *D. nikoënse* с территории российского Дальнего Востока в Гербарии Ботанического ин-та РАН (LE). В Гербарии Биолого-почвенного ин-та (VLA) мы отметили, кроме 7 образцов *D. nikoënse*, 15 образцов *D. sitchense* и 2 образца растений, сочетавших некоторые признаки обоих видов. Этим 2 образцам мы дали условное название «промежуточные формы». Часть гербарного материала была измерена по ряду признаков с целью уточнения морфологической характеристики *D. nikoënse*, *D. sitchense* и сравнения обоих видов. Список признаков был составлен на основе данных Wilce (1965) и наших предварительных наблюдений. Результаты измерений представлены в таблице.

Таким образом, результаты нашего исследования подтверждают данные Wilce (1965) о более высоких фертильных побегах и более крупных спорофиллоидах у *D. nikoënse* сравнительно с *D. sitchense*, но противоречат ее указанию о том, что у *D. nikoënse* филлоиды боковых вегетативных веточек длиннее, чем у *D. sitchense*. Кроме того, у *D. nikoënse* ветви шире и стробилы длиннее, чем у *D. sitchense*. Поскольку длина филлоидов у обоих видов практически не отличается, большая ширина ветвей у *D. nikoënse* связана с большей отклоненностью его филлоидов от оси побега. Признаки ширины ветвей и длины стробила обнаруживают меньшую степень перекрывания, чем другие исследованные признаки. Однако недостаток наличного материала по *D. sitchense* и в особенности по *D. nikoënse* не позволяет нам уверенно судить о степени морфологической обособленности этих видов.

Обсуждая проблему таксономического статуса *D. nikoënse* (самостоятельный вид, подвид или разновидность *D. sitchense*), необходимо рассмотреть особенности «промежуточных форм». Приводим местонахождения 2 образцов: **Камчатская обл.**, Ели-

Сравнение морфологических признаков *D. sitchense*, *D. nikoënse* и «промежуточных форм»

Признаки	*D. sitchense*				«Промежуточные формы»				*D. nikoënse*			
	min	x	max	N	min	x	max	N	min	x	max	N
Высота побега со стробилами, см	5.2	7.4	9.8	6	9.2	11.1	13.0	2	7.3	10.7	13.4	6
Ширина ветви, мм	1.8	2.6	3.6	10	2.6	3.0	3.7	3	3.5	4.3	6.2	10
Длина филлоида, мм	2.1	2.7	3.5	18	1.6	2.7	3.5	3	2.3	2.8	3.6	11
Длина спорофиллоида (без учета основания), мм	2.3	2.5	2.6	3	—	3.0	—	1	2.2	2.9	3.3	6
Длина стробила, см	0.7	1.0	1.2	8	1.3	1.4	1.5	2	1.1	1.9	2.4	8

Примечание. Значение признака: min — минимальное, max — максимальное, x — среднее арифметическое, N — число измерений.

зовский р-н, Кроноцкий гос. заповедник, Семячинское лесничество, кальдера вулкана Узон, нивальная лужайка. 29 VII 1979, В. Якубов; **о. Кунашир**, внутренние склоны кальдеры вулкана Тятя, 1500 м над ур. м., в зарослях кедрового стланика, группы. 15 VIII 1983, В. Баркалов, Е. Могилевкин.

Первый из 2 образцов представляет, по нашему мнению, модифицированное растение *D. sitchense*, выросшее в благоприятных условиях в сравнительно защищенной микронише. Отличаясь большей высотой фертильного побега и большей длиной стробила, это растение похоже на «типичные» образцы *D. sitchense* со сравнительно узкими блекло-зеленоватыми ветвями. Второй образец, по-видимому, представляет модифицированное растение *D. nikoënse*, из неблагоприятного местообитания, расположенного на большой высоте. Растения из кальдеры вулкана Тятя отличаются темно-зелеными, как у *D. nikoënse*, ветвями, но довольно плотно прижатыми филлоидами. Необходимо дальнейшее изучение «промежуточных форм» для уточнения их природы. Возможно, изучение характера расположения устьиц на спорофиллоидах позволит точнее идентифицировать эти проблематичные растения.

Особенности ареала *D. nikoënse*, в частности отсутствие этого таксона в Северной Америке, где широко распространен *D. sitchense*, свидетельствуют о географической обособленности обеих родственных рас. Очевидно, что *D. nikoënse* может быть таксономически выделен только в ранге подвида или вида, но не разновидности. Решить вопрос о том, какой статус, подвида или вида, лучше подходит для *D. nikoënse*, возможно только после исследования дополнительного материала. В настоящее время мы условно принимаем мнение Holub (1975) о видовом ранге *D. nikoënse*.

Таким образом, впервые приводится для флоры Российской Федерации вид *Diphasiastrum nikoënse*. Подтверждено указание Takeda (1909) о произрастании *D. nikoënse* на о. Итуруп. Впервые этот вид указан для 2 других островов Курильской гряды, Парамушира и Онекотана, и для Камчатки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л. М. Флора острова Кунашир (сосудистые растения). Владивосток, 1983. 132 с.

Алексеева Л. М., Туезова Н. Д., Черняева А. М. Флора острова Шикотан (Аннотированный список). П. Новоалександровск, 1982. 74 с.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н. и др. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. 372 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). М., 1966. 477 с.

Ильин М. М. Сем. VIII. Плауновые — *Lycopodiaceae* L.: C. Rich. // Флора СССН. Л., 1934. Т. 1. С. 112—122.

Харкевич С. С. Сем. 2. Плауновые — *Lycopodiaceae* Beauv. ex Mirb. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 41—50.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шауло Д. К. Класс *Lycopodiopsida* — Плауновидные // Флора Сибири. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae.* Новосибирск, 1988. С. 32—38.

Franchet A., Savatier L. Enumeratio plantarum in Japonia sponte crescentium. 2. 1879. P. 1—789.

Holub J. Diphasiastrum, a new genus in *Lycopodiaceae* // Preslia. 1975. Vol. 47. N 2. P. 97—110.

Kukkonen I. Notes on the treatment of the family *Lycopodiaceae* for Flora Nordica // Ann. Bot. Fenn. 1994. Vol. 31. N 2. P. 197—202.

Ohwi J. Flora of Japan. Tokyo, 1965. 1067 p.

Takeda H. Lycopodialen Hokkaidos, nebst fon Japanisch-Sachalin // Bot. Mag. Tokyo, 1909. Vol. 23. N 274. 275. P. 200—243.

Wagner W. H. Jr., Beitel J. M. 2. *Lycopodiaceae* Mirbel — club-moss family // Flora of North America North of Mexico. New York, Oxford, 1993. P. 18—37.

Wilce J. Section *Complanata* of the genus *Lycopodium* // Beihefte Nova Hedw. 1965. Hf 19. 233 s.

SUMMARY

Diphasiastrum nikoënse (*Lycopodiaceae*) is listed for the flora of Russia for the first time. The relation between two allied species *D. nikoënse* and *D. sitchense* is discussed. The results of comparison between *D. nikoënse* and *D. sitchense* and the data on the distribution of *D. nikoënse* in the Far East of Russia are presented.

УДК 581.9 (502.72) Бот. журн. 2001 г., т. 86, № 9

© М. А. Джус, Т. А. Сауткина, Вал. Н. Тихомиров, Г. И. Зубкевич, В. Д. Поликсенова

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ГОСУДАРСТВЕННОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «БЕЛОВЕЖСКАЯ ПУЩА»

M. A. DZHUS, T. A. SAUTKINA, V. N. TIKHOMIROV, G. I. ZUBKEVICH, V. D. POLIKSENOVA. ADDITIONS TO THE FLORA OF THE STATE NATIONAL PARK «BELOVEZHSKAYA PUSHCHA»

Белорусский государственный университет
Минск
Поступила 28.04.2000

Гербарными материалами подтверждено произрастание на территории Государственного национального парка «Беловежская пуща» 978 видов высших сосудистых растений, из них 149 видов, выявленных нами, ранее не указывались для данной территории. Приведен аннотированный список новых для ГНП «Беловежская пуща» таксонов.
Ключевые слова: флора, новые виды, Беловежская пуща.

Изучение высших сосудистых растений Беловежской пущи имеет давнюю историю (Gilibert, 1781; Brincken, 1828; Gorski, 1829; Eichwald, 1830; Blonski et al., 1888; Blonski, Drymmer, 1889; Пачоский, 1897, 1899, 1900; Graebner, 1918, 1925; Wisniewski, 1923; Paczoski, 1927, 1930; Михайловская, 1953; Зефиров, 1958; Falinski, 1964; Николаева, Зефиров, 1971; Sokolowski, 1995). Благодаря многолетним исследованиям, проводимым на территории заповедника «Беловежская пуща» (ныне Государственный национальный парк «Беловежская пуща») научным отделом заповедника, отделом флоры и систематики Института экспериментальной ботаники (ИЭБ) НАНБ и Брестским госуниверситетом им. А. С. Пушкина, флористический список был

дополнен (Брич, 1971, 1972; Блажевич, 1978; Парфенов, 1983; Булат и др., 1983; Толкач, Дворак, 1990; Шалак, Остапчук, 1991; Чырвоная..., 1993). Однако до настоящего времени сведения о количественном составе высших сосудистых растений на территории ГНП «Беловежская пуща» были противоречивыми. Так, В. Н. Толкач и Л. Е. Дворак (1990) указывают 908 видов высших растений, В. Н. Толкач и др. (1996) — около 900, В. И. Парфенов и др. (1996) — 928 видов.

С целью установления видового состава сосудистых растений ГНП «Беловежская пуща» нами были критически обработаны коллекции, хранящиеся в Гербариях ГНП «Беловежская пуща» (KM*) [1] (около 7 тыс. гербарных листов), Белгосуниверситета (MSKU) (выделено свыше 2 тыс. гербарных листов, собранных на территории «Беловежской пущи»), а по некоторым семействам — материалы, хранящиеся в LE (Ботанический институт РАН, С.-Петербург), MSK (ИЭБ НАНБ, Минск) и в гербарии Брестского университета (BRU*). Кроме того, для уточнения видового состава и ревизии ранее известных местонахождений высших сосудистых растений летом 1999 г. были проведены полевые обследования «Беловежской пущи», главным образом на территории Никорского, Шерешевского, Дмитровичского и Новоселковичского лесничеств, а также прилегающих к ним населенных пунктов и окр. пос. Каменюки. В результате было собрано более 1 тыс. гербарных листов. Весь собранный материал хранится в MSKU.

На основании тщательного изучения гербарных материалов и данных литературы нами составлен аннотированный список флоры ГНП «Беловежская пуща». В него включены лишь те виды сосудистых растений, нахождение которых на территории «Беловежской пущи» достоверно подтверждено гербарным материалом. Как показали наши исследования, документально подтверждено произрастание на территории пущи 971 вида высших сосудистых растений. В виде исключения (когда не было никаких сомнений в достоверности данных, приводимых авторами научных публикаций) в список внесено еще 7 видов с указанием конкретных местонахождений, гербария по которым мы не видели.

Из списка флоры ГНП «Беловежская пуща» нами было исключено около 70 видов. Это виды, приводимые ранее только по данным литературы без указания конкретных местонахождений, а также виды, приводимые на основании ошибочного определения гербарного материала, что было выявлено нами при критической обработке фондов KM*.

Таким образом, в список видов флоры включено 978 видов. Из этого списка 149 видов, выявленных нами, ранее не указывались для территории белорусской части «Беловежской пущи». Список этих таксонов приводится далее (звездочкой отмечены культурные растения).

Lycopodiella inundata (L.) Holub (*Lepidotis inundata* (L.) C. Boern., *Lycopodium inundatum* L.). Редко, окр. деревень Мыльниск, Чадель, Глушец Пружанского р-на (MSKU). Охраняемый в Беларуси вид (3 категории охраны).

Diphasiastrum × *zeileri* (Rouy) Holub. Очень редко, кв. 71, 85, 758, 856 (KM).

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. Единственное местонахождение, требующее подтверждения и уточнения. «Пружанский р-н, Ясенское л-во. Лес» (MSKU).

Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray (*D. austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell., *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alst.). Изредка.

Примечание. Кроме отмеченных видов, на территории БП отмечены гибриды: *D. dilatata* × *D. carthusiana*. Ясенское л-во (MSKU); *D. dilatata* × *D. expansa*. Окр. д. Белый Лесок Пружанского р-на (MSKU); *D. carthusiana* × *D. expansa*. Ясенское л-во (MSKU).

* *Pinus banksiana* Lamb. Очень редко, окр. пос. Юбилейный Пружанского р-на (MSKU).

* *P. strobus* L. Очень редко, кв. 176 (MSKU).

[1] Акронимы гербариев, отмеченные знаком *, не являются официально принятыми.

Caltha cornuta Schott, Nym. et Kotschy (*C. minor* Mill.). Единственное местонахождение в кв. 37 Шерешевского л-ва (MSKU).

* *Papaver rhoeas* L. Очень редко (KM).

Asperugo procumbens L. Единственное местонахождение: карьер в сосновом лесу возле дороги в 2-х км южнее д. Каменюки, Каменецкого р-на (KM).

Cerastium glomeratum Thuill. Единственное местонахождение: окр. д. Белый Лесок Пружанского р-на (MSK).

Dianthus borbasii Vandas. Единственное местонахождение: Королево-Мостовское л-во, кв. 827 (MSKU).

D. stenocalyx Juz. Единственное местонахождение в кв. 824 (MSKU).

Eremogone saxatite (L.) Ikonn. (*Arenaria saxalitis* L., *A. stenophylla* Ledeb.). Единственное местонахождение: карьер в сосновом лесу возле дороги в 2-х км к югу от д. Каменюки (KM).

Stellaria hebecalyx Fenzl. Единственное местонахождение: смешанный лес в окр. д. Белый лесок (MSKU).

Amaranthus blitum L. (*A. lividus* L.). Редко, окр. деревень Белый Лесок (MSKU), Кивачино, Криница, г. п. Шерешево Пружанского р-на.

Chenopodium glaucum L. Редко, окр. деревень Белый Лесок, Криница, Кивачино, г. п. Шерешево Пружанского р-на.

Corispermum leptopterum (Aschers.) Iljin. Очень редко, окр. д. Каменюки Каменецкого р-на, г. п. Шерешево Пружанского р-на (MSKU).

Fallopia dumetorum (L.) Holub. (*Polygonum dumetorum* L.) Очень редко, кв. 533Б, окр. г. п. Шерешево Пружанского р-на. Очевидно, встречается чаще.

Polygonum arenastrum Boreau (*P. aviculare* auct. non L.). Довольно часто.

P. rectum (Chrtek) H. Scholtz (*P. neglectum* Bess. subsp. *rectum* (Chrtek) Tzvel., *P. heterophyllum* auct non Lindm., p. p.). Единственное местонахождение: окр. д. Каменюки Каменецкий р-н (MSKU).

P. rurivagum Jord. ex Boreau. Изредка.

* *Reynoutria sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nakai. Единственное местонахождение: д. Белый Лесок, как одичавшее, вдоль улицы (MSKU).

Rumex longifolius DC. (*R. domesticus* C. Hartm.) Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (KM).

R. pseudonatronatus (Borb.) Borb. ex Murb. Очень редко, окр. д. Язвины, кв. 72 (KM).

R. sylvestris (Lam.) Wallr. (*R. obtusifolius* subsp. *sylvestris* (Lam.) Celak). Довольно часто.

Centunculus minimus L. Единственное местонахождение в окр. д. Доброволя Свислочского р-на (MSK).

Viola matutina Klok. (*V. tricolor* L. subsp. *matutina* (Klok.) Valentine). Изредка.

Populus alba L. Единственное местонахождение в д. Борки Пружанского р-на (MSKU). Вероятно, встречается чаще.

* *P. deltoides* Marsh. (*P. canadensis* auct.). Единственное местонахождение в окр. д. Мыльниск Пружанского р-на (MSKU). Вероятно, встречается чаще.

Salix acutifolia Willd. Очень редко, кв. 40 Шерешевского л-ва (MSKU), окр. д. Купичи Пружанского р-на. Вероятно, встречается чаще.

S. purpurea L. Очень редко, кв. 614, кв. 58 Шерешевского л-ва, окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (MSKU), по литературным данным высаживалась в окр. д. Белый Лесок Пружанского р-на. Вероятно, встречается чаще.

S. viminalis L. (*S. rossica* Nas.). Очень редко, окр. деревень Бородичи (KM), Каменюки (MSKU) Каменецкого р-на, д. Белый Лесок Пружанского р-на (MSKU).

* *Echynocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray (*E. echinata* (Muchl. ex Willd.) Britt.). Очень редко, окр. д. Попелево, г. п. Шерешево Пружанского р-на. Вероятно, встречается чаще.

Brassica nigra (L.) Koch. Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (KM).

Camelina microcarpa Andrz. Единственное местонахождение в окр. д. Вел. Селище Каменецкого р-на (KM).

Hesperis matronalis L. Единственное местонахождение в окр. д. Вел. Селище Каменецкого р-на (KM).

Lepidium densiflorum Schrad. Единственное местонахождение в окр. д. Белый Лесок Пружанского р-на (MSKU). Вероятно, встречается чаще.

Sisymbrium wolgense Bieb. ex Fourn. Единственное местонахождение: берег Перовского озера (KM).

Helianthemum chamaecistus Mill. (*Cistus helianthemum* L., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. subsp. *obscurum* (Čelak.) Holub). Единственное местонахождение: осушенный березняк с дубом и ольхой в урочище «Хидры» (KM).

Malva mauritiana L. Единственное местонахождение: СЗ окраина г. п. Шерешево (MSKU).

Cannabis sativa L. Рудеральные местообитания, обочины дорог. Очень редко, окр. д. Криница, г. п. Шерешево Пружанского р-на (личное наблюдение Джуса М. А.). Вероятно, встречается чаще.

Hylotelephium maximum (L.) Holub (*Sedum maximum* (L.) Hoffm.). Редко.

Agrimonia eupatoria L. Изредка.

A. pilosa Ledeb. Единственное местонахождение: окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (KM).

* *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch. Очень редко, окр. д. Криница Пружанского р-на, кв. 33 Шерешевского л-ва (MSKU). Вероятно, встречается чаще.

* *Cerasus avium* (L.) Moench (*Prunus avium* L.). Очень редко, единственное местонахождение: кв. 824 (KM).

Crataegus curvisepala Lindm. (*C. kyrtostyla* Fingerh., *C. oxyacantha* L.). Очень редко, окр. д. Окольник Пружанского р-на (MSKU), Хвойникское л-во (без указания точного местонахождения) (KM). Вероятно, встречается чаще.

Filipendula denudata (J. et C. Presl.) Fritsch. Изредка.

* *Fragaria ananassa* Duch. Очень редко, окр. д. Криница, г. п. Шерешево Пружанского р-на (MSKU).

* *Malus domestica* Borkh. Очень редко, окр. д. Белый Лесок Пружанского р-на, уроч. «Дикий Никор» (MSKU). Вероятно, встречается чаще.

Potentilla reptans L. Очень редко, кв. 588, берег р. Переровница (без указания точного местонахождения) (KM).

* *Prunus divaricata* Ledeb. Очень редко, окр. д. Криница, окр. д. Попелево Пружанского р-на. Вероятно, встречается чаще.

* *P. domestica* L. Единственное местонахождение в окр. д. Криница Пружанского р-на. Вероятно, встречается чаще.

Rosa ciesielskii Błocki. Единственное местонахождение в окр. д. Окольник Пружанского р-на (MSKU).

* *R. glauca* Pourr. Единственное местонахождение в окр. д. Криница Пружанского р-на (MSKU).

* *R. pimpinellifolia* L. (*R. spinosissima* L.). Очень редко, окр. д. Каменюки Каменецкого р-на.

R. pratorum Sukacz. Очень редко, окр. д. Каменюки Каменецкого р-на, г. п. Шерешево Пружанского р-на (MSKU).

R. rubiginosa L. (*R. eglanteria* L.). Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (MSKU).

* *Spiraea salicifolia* L. Очень редко, окр. деревень Криница, Белый Лесок, г. п. Шерешево Пружанского р-на (MSKU). Вероятно, встречается чаще.

Epilobium adenocaulon Hausskn. Очень редко, между деревнями Кивачино и Криница; между г. п. Шерешево и д. Купичи (MSKU).

E. nervosum Boiss. ex Buhse. Изредка.

* *Oenothera rubricaulis* Klebahn. Редко.

* *O. strigosa* (Rydb.) Mackenz. et Buch. Единственное местонахождение, окр. д. Белый Лесок Пружанского р-на (MSKU).

Anthyllis arenaria (Rupr.) Juz. Единственное местонахождение: кв. 588 (KM).

A. macrocephala Wend. Единственное местонахождение: кв. 723 (KM).

A. ×polyphylloides Juz. (*A.arenaria × A. macrocephala*). Редко, кв. 723; окр. деревень Каменюки и Плянта (KM).

Lotus ambiguus Bess. ex Spreng. Единственное местонахождение: окр. д. Криница, по направлению к д. Белый Лесок (MSKU).

Vicia tenuifolia Roth. Очень редко, кв. 850 (KM), кв. 590 (MSKU).

* *Acer negundo* L. Изредка.

* *Xanthoxalis dillenii* (Jacq.) Holub. Очень редко, окр. д. Каменюки Каменецкого р-на, хут. Переров (MSKU).

* *X. stricta* (L.) Small (*Oxalis stricta* L.). Очень редко, кв. 591, окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (MSKU).

* *Parthenocissus inserta* (A. Kerner) Fritsch. Очень редко, кв. 58 Шерешевского л-ва (MSKU), г. п. Шерешево Пружанского р-на.

Pimpinella dissecta Retz. Единственное местонахождение: кв. 712 (KM). Вероятно, встречается чаще.

* *Physalis ixocarpa* Brot. ex Hornem. (*P. aequata* Jacq.). Единственное местонахождение в окр. г. п. Шерешево Пружанского р-на (MSKU).

Cuscuta epithymum (L.) L. (*C. europaea* L. var. *epithymum* L., *C. trifolii* Bab.). Единственное местонахождение у д. Немержа.

Myosotis sparsiflora Pohl. Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (MSKU).

Euphrasia brevipila Burn. et Gremli. Единственное местонахождение в окр. д. Никор Пружанского р-на (KM). Вероятно, встречается чаще.

E. vernalis List. (*E. tenuis* (Brenn.) Wettst.). Единственное местонахождение в кв. 379 (KM).

Gratiola officinalis L. Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (MSK).

Limosella aquatical L. Единственное местонахождение в окр. д. Кивачино Пружанского р-на (MSKU). Вероятно, встречается чаще.

Melampyrum laciniatum Koshevn. et Zing. (*M. pratense* subsp. *vulgatum* (Pers.) Ronn., *M. pratense* subsp. *commutatum* (Trausch ex A. Kerner) C. E. Britt.). Довольно часто.

M. polonicum (Beauverd) Soó (*M. nemorosum* var. *polonicum* Beauverd). Изредка.

Verbascum densiflorum Bertol. (*V. thapsiforme* Schrad.). Единственное местонахождение: кв. 953 (MSKU). Вероятно, встречается чаще.

Veronica pseudoorchidea (Pacz.) Klok. (*V. spicata* L. var *pseudoorchidea* Pacz.). Очень редко, кв. 652 (LE), окр. д. Белый Лесок Пружанского р-на (MSKU).

V. sublobata M. Fischer. (*V. hederifolia* L. subsp. *lucorum* (Klett et Richter) D. Hartl). Единственное местонахождение: окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (MSKU).

Plantago intermedia DC. (*P. major* subsp. *intermedia* (DC.) Lange, *P. major* subsp. *plejosperma* Pilg.). Редко в окр. д. Кивачино (MSKU).

Utricularia intermedia Hayne. Очень редко, окр. деревень Боровики и Мыльниск (MSKU).

Hippuris vulgaris L. Единственное местонахождение в окр. д. Выброды Пружанского р-на (KM).

Lamium maculatum (L.) Единственное местонахождение: кв. 86, по р. Ломовка (MSKU).

Leonurus cardiaca L. (*L. quiquelobatus* auct. non Gilib.). Изредка.

Mentha × verticillata L. (*M. arvensis* L. × *M. aquatica* L.). Единственное местонахождение: Ясеньское л-во без указания кварталов (MSKU).

Achillea collina J. Becker ex Reichenb. Изредка.

Anthemis cotula L. Очень редко, окр. деревень Белый Лесок и Жарковщина (MSKU).

A. ruthenica Bieb. Единственное местонахождение у д. Ясень по направлению к д. Хидры (KM).

Arctium × ambiguum (Čelak.) Nym. (A. lappa × A. tomentosum). Единственное местонахождение: сорное место у р. Лесной в д. Каменюки (KM).

* *Aster novi-belgii* L. Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки (MSKU).

Bidens frondosa L. Очень редко, окр. д. Каменюки, г. п. Шерешево (MSKU).

Carduus crispus L. Единственное местонахождение в кв. 44 Шерешевского л-ва.

Crepis mollis (Jacq.) Aschers. Очень редко, кв. 107, 116, 712 (KM).

Erigeron uralensis Less. Изредка.

Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake. Очень редко, окр. д. Каменюки; кв. 15 Шерешевского л-ва (MSKU).

Helianthus laetiflorus Pers. Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки (MSKU).

H. tuberosus L. Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки (MSKU).

Hieracium catenatum Sennik. Единственное местонахождение: к западу от д. Каменюки (MSKU).

H. diaphanoides Lindeb. Единственное местонахождение в кв. 3 Шерешевского л-ва (MSKU).

H. filifolium Juxip. Очень редко, кв. 458; окр. д. Каменюки (KM).

H. jaccardii Zahn (*H. borodinianum* Juxip, *H. vulgatum* auct. non Fries, p. p.). Редко, кв. 90, 207 (KM), 824; окр. д. Малые Селища (MSKU).

H. pervagum Jord. Редко, кв. 9, 27; окр. д. Каменюки (MSKU).

H. semilimbatum Sennik. Новый, недавно описанный вид, в Беларуси известный только из locus classicus «Каменецкий р-н, Беловежская пуща, 1.5 км к С от д. Дмитровичи. 16.8. 1979, № 289. Л. Симонович» (LE).

H. torticeps (Dahlst.) K. Joh. Очень редко, кв. 792 (MSK), кв. 832 (KM).

Laphangium luteo-album (L.) Tzvel. (*Gnaphalium luteo-album* L.). Очень редко, кв. 510, ур. Тисовка (MSKU).

Leontodon danubialis Jacq. Очень редко, кв. 723, окр. д. Белый Лесок (MSKU).

Pilosella lactucella (Wallr.) P. D. Sell et C. West. (*Hieracium auricula* auct. non L., *H. lactucella* Wallr.). Очень редко, кв. 778 (KM). Вид, очевидно, просматривается.

P. onegensis Norrl. (*Hieracium caespitosum* Dumort. subsp. *brevipilum* (Naeg. et Peter) P. D. Sell). Изредка.

P. × *ciesielskii* (Błocki) Val. Tichom. (*P. onegensis* × *P. praealta* × *P. vaillantii*). Единственное местонахождение в кв. 863 А/В, примерно 6 км к В от д. Каменюки (MSK).

P. × *dubia* (L.) Fries (*P. lactucella* × *P. onegensis* × *P. vaillantii*). Очень редко, кв. 712 (KM) и окр. д. Белый Лесок (MSKU).

P. × *flagellaris* (Willd.) Arv.-Touv. (*P. officinarum* × *P. onegensis*). Очень редко, окр. д. Бородичи (MSK).

P. × *glomerata* (Froel.) Fries (*P. onegensis* × *P. vaillantii*). Единственное местонахождение в окр. д. Белый Лесок (MSK).

P. × *lobarzewskii* (Rehm.) Soják (*P. lactucella* × *P. onegensis* × *P. praealta*). Просеки. Единственное местонахождение в окр. пос. Юбилейный (MSKU).

P. × *polymastix* (Peter) Holub (*P. onegensis* × *P. praealta*). Очень редко, окр. деревень Белый Лесок, Каменюки, Кобыловка (MSKU).

P. progentia Norrl. (*Hieracium piloselliflorum* Naeg. et Peter, *P. lactucella* × *P. onegensis* × *P. officinarum*). Очень редко, окр. д. Белый Лесок (MSKU).

P. × *schultesii* (F. Schultz) F. Schultz et Sch. Bip. (*P. lactucella* × *P. officinarum*). Единственное местонахождение в окр. д. Бородичи (MSK).

Ptarmica vulgaris Blakw. ex DC. Единственное местонахождение в кв. 68 (KM).

* *Rudbeckia hirta* L. Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки (MSKU).

* *R. laciniata* L. Очень редко, кв. 32 Шерешевского л-ва; окр. г. п. Шерешево (MSKU).

Senecio fluviatilis Wallr. Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки, берег р. Лесная Правая (MSKU). Охраняемый в Беларуси вид 3 категории охраны.

Tragopogon dubius Scop. Единственное местонахождение: кв. 59 (близ кв. 58) Шерешевского л-ва (MSKU).

Alisma lanceolatum With. Очень редко, окр. деревень Каменюки (KM) и Кивачино (MSKU).

Potamogeton trichoides Cham. et Schlecht. Единственное местонахождение: урочище «Дикий Никор» (KM).

Corallorhiza trifida Chatel. Единственное местонахождение кв. 657Г (MSKU). Охраняемый в Беларуси вид 3 категории охраны.

Juncus bulbosus L. (*J. supinus* Moench). Редко в окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (KM), деревень Мыльниск, Чадель и г. п. Шерешево Пружанского р-на (MSKU).

J. capitatus Weig. Редко в окр. д. Каменюки Каменецкого р-на (KM), деревень Борки, Кивачино и г. п. Шерешево Пружанского р-на (MSKU).

Blysmus compressus (L.) Parz. ex Link. Единственное местонахождение в окр. д. Клепачи Пружанского р-на (MSKU).

Carex buxbaumii Wahlenb. Единственное местонахождение в кв. 47 (KM, MSKU, MSK). Охраняемый в Беларуси вид 2 категории охраны.

C. pilulifera L. Редко: кв. 690, 751 Никорского л-ва; кв. 11, 34, 58 Шерешевского л-ва (MSKU).

C. serotina Merat. (*C. oederi* Retz.). Редко, в окр. деревень Борки, Клепачи Пружанского р-на (MSKU) и д. Доброволя Свислочского р-на (MSK).

Eleocharis ovata (Roth) Roem. et Schultz. Очень редко в окр. д. Кивачино Пружанского р-на (MSKU).

E. uniglumis (Link) Schult. (*Eleocharis euuniglumis* Zinserl.). Единственное местонахождение в окр. д. Каменюки (KM).

Isolepis setacea (L.) R. Br. (*Scirpus setaceus* L.). Единственное местонахождение в окр. д. Доброволя Свислочского р-на (MSK, MSKU).

Agrostis gigantea Roth (*A. alba* auct.). Изредка.

Anisantha tectorum (L.) Nevski (*Bromus tectorum* L.). Изредка.

Bromopsis inermis (Leyss.) Holub (*Bromus inermis* Leyss., *Zerna inermis* (Leyss.) Lindm.). Изредка.

Ceratochloa carinata (Hook. et Arn.) Tutin. Очень редко (устное сообщение Д. И. Третьякова).

Festuca arundinacea Schreb. Изредка.

Lolium multiflorum Lam. Единственное местонахождение: окр. д. Белый Лесок (MSKU).

Puccinellia nuttaliana (Schult.) Hitchc. Очень редко, окр. д. Белый Лесок, хут. Ощеп (MSKU).

Trisetum sibiricum Rupr. Единственное местонахождение: кв. 770 (KM).

Lemna gibba L. Единственное местонахождение в окр. д. Кивачино Пружанского р-на (MSKU).

В то же время при тщательном анализе литературы установлено, что для польской части «Беловежской пущи» приводится около 160 видов высших сосудистых растений, пока что не выявленных в ГНП «Беловежская пуща», но нахождение которых здесь вполне вероятно (Falinski, 1964; Sokolowski, 1995).

Таким образом, проведенные нами исследования дали возможность уточнить и дополнить видовой состав высших сосудистых растений на территории ГНП «Беловежская пуща».

Благодарности

Авторы благодарны за помощь в определении некоторых видов Д. И. Третьякову (виды родов *Oenothera*, *Helianthus*), Д. В. Дубовику (род *Rosa*), И. В. Швец (род *Dactylorhyza*), Л. В. Семеренко (род *Chamaecytisus*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блажевич Р. Ю. Особенности произрастания европейских горных видов на равнине (в условиях БССР) // Закономерности развития растительного мира и научные основы его использования: Мат. 5-й науч. конф. молодых ученых АН БССР по соврем. пробл. биол. Минск, 1978. 6 с.

Брич В. Л. О флоре Брестской области // Ботаника. Исследования. Сб. науч. тр. Минск, 1971. Вып. 13. С. 178—180.

Брич В. Л. Новые для флоры БССР виды растений, обнаруженные в Беловежской пуще и Брестской области // Беловежская пуща: Исследования. Сб. науч. тр. Минск, 1972. Вып. 6. С. 94—96.

Булат В. С., Козловская Н. В., Леонович Т. А. Анализ флоры заповедников Белоруссии // Ботаника. Исследования. Сб. науч. тр. Минск, 1983. С. 49—55.

Зефиров Б. М. Заметки о флоре Государственного заповедника «Беловежская пуща» // Тр. заповедно-охотничьего хозяйства Беловежская пуща. Минск, 1958. Вып. 1. С. 68—80.

Михайловская В. А. Флора Полесской низменности. Минск, 1953. 455 с.

Николаева В. М., Зефиров Б. М. Флора Беловежской пущи. Минск, 1971. 184 с.

Парфенов В. И. Флора Белорусского Полесья. Современное состояние и тенденции развития. Минск, 1983. 295 с.

Парфенов В. И., Голод Д. С., Лучков А. И., Рыковский Г. Ф., Толкач В. Н. Биологические условия формирования биоразнообразия Беловежской пущи // Сохранение биологического разнообразия лесов Беловежской пущи. Минск, 1996. С. 10—19.

Пачоский I. Флора Полесья и прилежащих местностей // Тр. Имп. С.-Петерб. общ.-ва естествоисп. Отд. Ботаники. 1897. Т. 27. Вып. 2. С. 1—260.

Пачоский I. Флора Полесья и прилежащих местностей // Тр. Имп. С.-Петерб. общ.-ва естествоисп. Отд. Ботаники. 1899. Т. 29. Вып. 3. С. 1—115.

Пачоский I. Флора Полесья и прилежащих местностей // Тр. Имп. С.-Петерб. общ.-ва естествоисп. Отд. Ботаники. 1900. Т. 30. Вып. 3. С. 1—103.

Толчкач В. Н., Дворак Л. Е. Исследования природы Беловежской пущи за 50 лет // Матер. науч.-практ. конф. Минск, 1990. С. 3—29.

Толчкач В. Н., Лучков А. И., Парфенов В. И., Савицкий Б. П. Национальный парк «Беловежская пуща» как объект охраны: биоразнообразие растительного и животного мира // Сохранение биологического разнообразия лесов Беловежской пущи. Минск, 1996. С. 10—19.

Чырвоная кніга Рэспублікі Беларусь: рэдкія і тыя, што знаходзяцца пад пагрозай знікнення віды жывёл і раслін. Минск, 1993. 560 с.

Шалак А. И., Остапчук В. П. Редкие виды флоры ясеневых лесов Беловежской пущи // Заповедники Белоруссии. Исследования. Сб. науч. тр. Минск, 1991. Вып. 14. С. 95—100.

Blonski F., Drymmer K. Sprawosdanie z wycieczki botanicznej do Puszczy Bialowieskiej, Ladzkiej i Swislockiej w 1888 roku // Pam. Fizjogr. 1889. T. 9. S. 55—115.

Blonski F., Drymmer K., Ejsmond A. Sprawozdanie z wycieczki botanicznej do Puszczy Bialowieskiej, odbytej w lecie 1887 roku // Pam. Fizjogr. 1888. Dzial 3. T. 8. S. 86—155.

Brincken J. Mémoire déscriptif sur la foret Impériale de Bialowieza en Lithuanie. Warszawa, 1828. 127 s.

Eichwald E. Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostisch, mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht. Wilno, 1830. Bd 1—3. S. 1—256.

Falinski J. B. Rezultaty badan nad flora Puszczy Bialowieskiej. Cz. 1 // Fragm. Fl. Geobot. 1964. T. 10. N 3. S. 289—297.

Gilibert J. W. Indagatores naturae in Lituania seu opuscula varii argumenti etc. Vilniae: Typis Sachae Regiae Majestatis Academiam. 1781.

Gorski S. O roslinach zubrom upodobanych jako tez i innych w Puszczy Bialowieskiej // Dziennik Wilenski. 1829. T. 4. N 9. S. 207—217.

Graebner P. Die pflanzengeographische Verhältnisse von Bialowies // Bialowies in deutscher Verwaltung. 1918. N 4. S. 219—250.

Graebner P. Beiträge zur Flora des Urealdes von Bialowies // Beitr. Naturdenkmalpflege. 1925. Bd 10. N 3. S. 115—236.

Paczoski J. Dabrowy Bialowiezy // Przeglad Lesnicny. Poznan, 1926. S. 517—529, 571—583; 1927. S. 1—2, 55—59.

Paczoski J. Lasy Bialowiezy. Monogr. Nauk. Poznan, 1930. 575 s.

Sokolowski A. W. Flora roslin naczyniowych puszczy bialowieskiej. The flora of vascular plants in the Bialowieza forest. Bialowieza, 1995. 274 p.

Wisniewski T. Przyczynek do znajomosci flory Puszczy Bialowieskiej // Bialowieza, 1923. N 2. S. 34—61.

SUMMARY

The presence of 978 species of vascular plants were confirmed by the analysis of herbaria specimens from the State National Park «Belovezhskaya Pushcha». Of them 149 species were reported for the first time. The annotated list of these taxa is presented.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 01:001.8+016:58

© С. А. Баландин, И. М. Калиниченко

ЭЛЕКТРОННЫЕ ИНФОРМАЦИОННЫЕ РЕСУРСЫ И ИХ БИБЛИОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

S. A. BALANDIN, I. M. KALINICHENKO. ELECTRONIC INFORMATION RESOURCES AND THEIR BIBLIOGRAPHIC DESCRIPTION

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
Биологический факультет кафедра геоботаники, кафедра высших растений
119899 Москва, Воробьевы горы
balandin@herba.msu.ru kalinichc@mail.ru
Поступила 11.04.2001

Дана краткая информация об электронных научных изданиях. Предложены рабочие схемы библиографического описания электронных публикаций в Интернете, на CD-ROM и др., разработанные с учетом российских и международных нормативных и рекомендательных документов и проиллюстрированные конкретными ботаническими примерами. Приведены специфические термины и понятия, необходимые для идентификации электронных информационных ресурсов.
Ключевые слова: электронный ресурс, электронная публикация, библиографическое описание.

В последние годы в связи с бурным развитием компьютерных технологий появился новый информационный ресурс — электронные публикации.

Электронные научные издания на «новых», нетрадиционных физических носителях, таких как, например, электронные оптические диски (CD-ROM), магнитные накопители серверов, объединенных в сéти разного ранга и уровня, в том числе и компьютерную сеть Интернет, обеспечивают широкий доступ к огромным объемам информационных ресурсов. Электронная форма представления информации в отличие от традиционной «бумажной» обеспечивает бóльшую оперативность обмена и использования научных данных, а также предоставляет широчайшие возможности для иллюстрирования сообщений цветной научной графикой и (или) полицветными фотографиями. Значительным преимуществом документов в электронной форме является возможность быстрого поиска по ключевым словам, а в электронном каталоге **все** элементы библиографической записи становятся поисковыми («поиск по всем полям»).

Издания в электронной форме могут быть дубликатами печатной продукции, издаваться исключительно в электронной форме на гибких дисках или компакт-дисках, предоставляться в телекоммуникационном режиме, например по Интернету. Причем это относится как к отдельным публикациям, так и к журналам в целом.

Ведущие научные издательства мира (Wiley, Academic Press, Springer, Kluwer, Elsevier и др.) наряду с традиционными предлагают свои издания и в электронной форме, постепенно увеличивая их число. Так, например, издана «Флора Швейцарии» — традиционное печатное издание (Lauber, Wagner, 1996) и его аналог на компакт-диске (см. далее пример № 10). Так же издается известный «Index Kewensis» (пример № 11). Материалы XVI Международного Ботанического конгресса были опубликованы в печатной форме и на CD.

В России примером подготовки изданий на разных носителях может служить «Реферативный журнал» ВИНИТИ РАН и Миннауки РФ. Кстати, в Интернете для

информационного обеспечения доступны 264 тематических фрагмента Единой базы ВИНИТИ (Цветкова, 1999).

В 1996 г. в Великобритании на основе компьютерной базы данных коллектив санкт-петербургских ботаников был издан конспект бобовых Северной Евразии (Yakovlev et al., 1996). Затем на этой основе было создано первое отечественное ботаническое издание на CD-ROM (№ госрегистрации 0329800179) — «Бобовые Северной Евразии: Информационная система на компакт-диске» (пример № 12).

Электронные версии традиционных периодических изданий, называемые часто *параллельными*, могут существовать на компакт-дисках или в Сети. Это не новые издания, а, скорее, новые инструменты к доступу информации. Примером может служить отечественный журнал «Успехи физических наук», электронная версия которого с декабря 1994 г. доступна в Интернете, или ботанический журнал «Turczaninowia», издаваемый Алтайским ботаническим садом, электронные версии всех опубликованных выпусков которого доступны в Сети с 1999 г. (*http://www.dcnasu.ru/structure/garden/pub/ turch.ru.html*). То же касается «American Journal of Botany» (*http://www.amjbot.org/*). Статьи упомянутых журналов проходят строгое научное рецензирование и отбор.

Электронный вариант особенно удобен для журналов, содержащих реферативную или обзорную информацию, когда поиск существенно эффективнее в автоматическом программном режиме (например, журнал «Biological Abstracts»).

Другая, более распространенная форма — существование и издание электронных журналов только в Сети в виртуальной форме. Их иногда называют *оригинальными*. Среди ботанических изданий подобного рода можно назвать журнал «Lotus Newsletter» (*http://www.psu.missouri.edu/lnl/*), посвященный систематике лядвенцев (пример № 7), или «Botanical Electronic News» (*http://www.ou.edu/cas/botany-micro/ben*), выходящий в Канаде с мая 1991 г. и имеющий (по март 2001 г.) уже 265 выпусков. Недавно появился в Сети весьма интересный и полезный журнал «Plant Cutting» (*http://www.nhm.ac.uk/botany/cuttings/*), издаваемый отделом ботаники Музея Естественной истории в Лондоне.

В нашей стране выходит электронный многопредметный журнал «Исследовано в России» (*http://zhurnal.mipt.rssi.ru*), статус статей в котором полностью уравнивается в правах со статусом «бумажных» изданий (№ госрегистрации 0329900013).

Инициативная группа ботаников Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова начала в 1999 г. издание первого в России электронного ботанического журнала — «Herba: Moscow Electronic Botanical Journal» (*http://herba.msu.ru/journal/*) (см. примеры № 8, 9), основная идея которого — информировать научное сообщество о самых последних достижениях отечественной ботанической науки (Баландин, 1999).

Существуют еще и так называемые *интегрированные* электронные журналы, издаваемые в 2 видах: печатном и электронном, которые дополняют друг друга.

Терминология электронных журналов, так же как и всех электронных публикаций вообще, весьма неопределенна и требует серьезной проработки и совершенствования.

Термин «электронный журнал» имеет наиболее широкую интерпретацию и применяется для обозначения журналов на компакт-дисках или в Сети, в то время как термин «веб-журнал» более специфичен и используется для всех сетевых журналов.

Префиксные составные термины, такие как, например, электронные (electronic-), сетевые (networked-), онлайновые (online-), интернетные (Internet-), вебовские (Web) — определяют в основном формы, в которых распространяются журналы.

Ежегодный рост числа электронных публикаций во всем мире поставил проблему формирования национального фонда электронных изданий и соответственно их каталогов. В нашей стране ответственность за формирование такого фонда возложена на Российскую государственную библиотеку (РГБ). За последние 2 года в РГБ только на твердых носителях (CD-ROM) поступило около 500 названий отечественных и иностранных документов (Шпанцева, 2000). Библиотекой изданы 2 выпуска аннoти-

рованного каталога «Базы данных на компактных оптических дисках (CD-ROM)» (1997, 2000).

В порядке эксперимента РГБ приступила к созданию базы метаданных российских ресурсов Интернет. На сервере РГБ (*www.rsl.ru/dc*) размещена интерактивная форма, в которую каждый может ввести описание ресурса Интернет, заполнив ее, и получить в ответ описание введенного ресурса в международном формате *Dublin Core Metadata Set*, наиболее соответствующем, с точки зрения разработчиков, базовым стандартам библиографического описания в России и на международном уровне. В настоящее время размер базы составляет более 2000 описаний сетевых электронных ресурсов (Каспарова, 2000).

В Российской национальной библиотеке (РНБ) ведутся работы по созданию справочника «Информационные ресурсы Интернет» (Галеева, 1999).

В нашей стране создан Федеральный депозитарий обязательных экземпляров электронных изданий, комплектуемый во исполнение Федерального закона «Об обязательном экземпляре документов» и Постановления Правительства РФ № 950 от 24.07.1997. Фонд Депозитария в настоящее время составляет около 800 наименований отечественных электронных изданий. Сведения о новых поступлениях в государственный Депозитарий можно получить в выпусках «Российские электронные издания», публикуемых НТЦ «Информрегистр». Вышло 4 выпуска этого каталога (Российские.., 2000). Следует подчеркнуть, что учитываются только ресурсы локального доступа; сетевые — вне сферы деятельности «Информрегистра». Эту проблему специалисты, вероятно, должны решать в контексте российского и международного законодательства.

Не вдаваясь в детали, необходимо признать, что в настоящее время практическая работа с электронными ресурсами требует проработки вопросов организационного, терминологического, типологического, технологического и правового уровня.

Широкое использование электронных документов резко обострило проблему авторского права. Ее решение представляет значительную сложность не только для России, но и для всего мирового сообщества. Это особенно важно для электронных публикаций, создаваемых и распространяемых в сетевом режиме.

У исследователей, эффективность работы которых нередко оценивается количеством публикаций, естественно возникает вопрос — является ли «электронная публикация» публикацией в традиционном ее понимании? Если считать, что основная цель научной публикации — ознакомление научного сообщества с результатами своих исследований или научными гипотезами, то «электронная публикация» решает эту задачу даже более эффективно, нежели публикация «бумажная» (Баландин, 1999). В ряде развитых зарубежных стран, таких как США, Австралия, Великобритания, Канада, Швеция, Португалия, электронные публикации введены в рамки закона (Шпанцева, 2000). Государственная регистрация электронных изданий и выдача официальных свидетельств их производителям в нашей стране закрепляют права авторов на созданные ими информационные ресурсы и тем самым фактически сближают электронные и «традиционные» публикации.

Сейчас в пристатейных и прикнижных списках литературы зарубежных изданий повсеместно встречается описание документов на электронных носителях. Например, авторитетнейший журнал Международного общества систематиков растений «Taxon» в течение последних нескольких лет в пристатейные списки цитированной литературы включает и электронные публикации, нивелируя таким образом различия в статусе между ними и «бумажными» публикациями. В отечественных изданиях это встречается гораздо реже и вполне возможно потому, что авторы просто не знают, как их описать.

Возрастающий поток электронных публикаций вызвал необходимость введения новых терминов и понятий для подобных материалов, а также разработки правил библиографического описания с учетом их специфики.

Для электронных документов используется термин **«электронный ресурс»** (**«electronic resource»**) как обобщающий для всех видов электронной информации.

Перечень рекомендуемых терминов и сокращений, используемых при библиографическом описании электронных ресурсов

Русское написание		Английское написание	
полное	сокращенное	полное	сокращенное
Общее обозначение материала		**General material designation**	
Электронный ресурс	Электрон. ресурс	Electronic resource	—
Обозначение ресурса		**Resource designation**	
Электронные данные	Электрон. дан.	Electronic data	—
Электронная программа	Электрон. прогр.	Electronic program	Electronic progr.
Электронные данные и программы	Электрон. дан. и прогр.	Electronic data and program	Electronic data a. progr.
Электронная онлайновая служба	Электрон. онлайн. служба	Electronic online service	—
Электронный документ	Электрон. док.	Electronic document	—
Электронный журнал	Электрон. журн.	Electronic journal	—
Специфическое обозначение материала		**Specific material designation**	
Электронный микропроцессорный картридж	Электрон. микропроцессор. картридж	Electronic chip cartridge	—
Электронный гибкий диск (дискета)	Электрон. гиб. диск (дискета)	Electronic floppy disk	—
Электронный оптический диск (CD-ROM, WORM, интерактивный видеодиск)	Электрон. опт. диск (CD-ROM, WORM, интеракт. видеодиск)	Electronic optical disk (CD-ROM)	—
Электронная кассетная лента	Электрон. кассет. лента	Electronic tape cassette	—
Электронная катушечная лента	Электрон. катушеч. лента	Electronic tape reel	—

Примечание. Отдельные сокращаемые слова, дополнительные к ГОСТ 7.12-93: звуковой — зв.; изготовитель, изготовление — изгот.

Электронные ресурсы бывают 2 типов: **данные** (информация в виде чисел, букв, символов и их комбинаций — текст, базы данных, графические, звуковые, видеофайлы и т. п.) и **программы (прикладные и сервисные)**. В зависимости от режима доступа различают: **локальные электронные ресурсы** (размещенные на физическом носителе, например на дискетах, стриммерах, zip-системах, CD-ROM и т. п.; они доступны при наличии соответствующих считывающих устройств и контроллеров) и **удаленные электронные ресурсы** (например, Интернет, Службы Online, корпоративные компьютерные сети и т. п.; они доступны при подключении к сети, разрешенном доступе и соответствующих *plug-in* к броузерам).

В 1997 г. завершен проект ИФЛА (Международной федерации библиотечных ассоциаций) по созданию ISBD (ER) — «Международного стандартного библиографического описания для электронных ресурсов» (ISBD(ER).., 1997). Россия «в принципе» приняла этот стандарт (Каспарова, 1999). С учетом основных положений этого документа Российской государственной библиотекой подготовлены методические рекомендации «Библиографическое описание электронных ресурсов» (1997). В настоящее время разработан и представлен к утверждению проект межгосударственного стандарта «Библиографическая запись. Библиографическое описание электронных ресурсов», который станет обязательным нормативом для России.

Методика библиографического описания электронных ресурсов подчинена общим правилам стандартного библиографического описания документа в части структуры,

набора областей и элементов, выбора языка, применения правил орфографии, пунктуации, сокращения слов и т. п. (ГОСТ 7.11-78; ГОСТ 7.1-84; ГОСТ 7.12-93; Правила.., 1986—1993; Калиниченко, 1987). Специфика проявляется главным образом в наполнении, форме и способе представления элементов, от которых более всего зависит успех их идентификации (Библиографическое.., 1997; ISBD (ER).., 1997).

Для данного вида документов (см. таблицу) специфическими являются: **общее обозначение материала, обозначение ресурса, специфическое обозначение материала, режим доступа («mode of access»)** и сетевые сервисы (*http, ftp, gopher, telnet* и т. д.) для удаленных ресурсов, и, как правило, минимальные **системные требования («system requirements»)** для локальных ресурсов.

Трудности в составлении библиографических описаний электронных ресурсов связаны с тем, что необходимые сведения часто отсутствуют в самом ресурсе или труднодоступны. Порой изыски дизайна не позволяют четко определить название ресурса, его автора (разработчика), не указан режим доступа и т. п.

Предлагаемые далее схемы библиографического описания электронных ресурсов составлены на основе рассмотренных выше нормативных и рекомендательных документов. Схемы ориентированы главным образом на использование при составлении списков литературы в научных изданиях (статьях и монографиях), в курсовых и дипломных работах. Их основная задача — идентифицировать, выделить электронные публикации в общем библиографическом списке и получить адресную информацию.

Мы несколько упростили описания с учетом современного уровня развития информационных технологий, аппаратных и программных средств, возможности параллельного существования нескольких уровней полноты библиографического описания (Бахтурина, 1995) и задач использования.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ЭЛЕКТРОННЫХ ПУБЛИКАЦИЙ

ПУБЛИКАЦИИ В ИНТЕРНЕТЕ

Схема описания самостоятельной публикации [1]

Основное заглавие [Общее обозначение материала]: Сведения, относящиеся к заглавию = Параллельное заглавие / Сведения об ответственности. — **Обозначение ресурса.**[2] — **Дата.**[3] — **Режим доступа:**

Если число авторов не более 3, то схема:

Фамилия(и), инициалы автора(ов). Основное заглавие [Электрон. ресурсы]: Уточняющее заглавие.[4] — **Дата.** — **Режим доступа:**

Примеры:

№ 1. *Severova E., Polevova S., Bovina I.* Palynology of the genus *Centaurea* L. [Electronic resource]. — 1997. — Mode of access: http://www.florin.ru/florin/db/centaur.htm.

или [5]

№ 1a. *Severova E., Polevova S., Bovina I.* Palynology of the genus *Centaurea* L. [Electronic resource]. 1997. Mode of access: http://www.florin.ru/florin/db/centaur.htm.

№ 2. *Reveal J. L.* Concordance of Angiosperm Family Names. — [Electronic resource]/Norton-Brown Herbarium. University of Maryland. — College Park, MD, 1997. — Mode of access: http://www.inform.umd.edu/PBIO/usda/usdaindex.html.

---

[1] Здесь и далее в схемах обязательные элементы выделены полужирным шрифтом.

[2] Хотя область вида ресурса, т. е. обозначение ресурса (электронные данные, электронные программы и т. п.), является обязательной, в наших схемах мы сочли возможным ее не включать.

[3] Приводят и место издания (перед датой), если оно указано.

[4] Если нет уточняющих заглавие сведений, то после слов [Электрон. ресурс] ставят точку.

[5] Напомним, что точка и тире между областями в соответствии с ГОСТ 7.1-84 могут быть заменены на точку; тогда и вся литература в списке должна быть оформлена таким же образом.

Если число авторов 4 и более, коллективный или анонимный автор, то следующая схема:

Основное заглавие [Электрон. ресурс]: Уточняющее заглавие /
Инициалы и фамилии авторов; (и/или) Учреждение; (и/или) Редактор. — **Дата. — Режим доступа:**

Примеры:

№ 3. CDEFD. Information Model for Biological Collections. [Electronic resource]: Partial Results of the Concerted Action Project «A Common Datastructure for European Floristic Databases» (CDEFD) funded by the European Commission, DG XII, Biotechnology Program / *W. Berendsohn, A. Anagnostopoulos, G. Hagedorn, J. Jakupovic, P. L. Nimis, B. Valdes.* — July 5, 1996. — Mode of access: http://www.bgbm.fuberlin.de/CDEFD/CollectionModel/cdefd.htm

№ 4. Index Nominum Genericorum (Plantarum) [Electronic resource] / Ed.: *E. R. Farr, G. Zijlstra.* — [Washington, D. C.], 1998. — Mode of access: http://www.nmnh.si.edu/ing/

№ 5. Award list for systematics [Electronic resource] / Anonymous; [National Science Foundation]. — Washnington, D. C., 1997. — Mode of access: http://www.nsf.gov

Описание публикации из сборника или электронного журнала (аналитическое описание)

Если число авторов 1—3,[6] то схема:

Фамилия(и), инициалы автора(ов). Заглавие //Название журнала или сборника [Электрон. ресурс]/ Редактор. — **Год.** [7] — Том (выпуск, номер).[8] — **Режим доступа:**

Примеры:

№ 6. *Brumitt R. K.* Quite happy with the present Code, thank you // Proceedings of a mini-symposium on biological nomenclature in 21st century [Electronic resource] / Ed. *J. L. Reveal.* — College Park MD, 1996. — Mode of access: http://www.inform.umd.edu/PBIO/nomcl/brum.html

№ 7. *Kramina T. E., Sokoloff D. D.* Database on the taxonomy and morphology of the genus *Lotus L.* s. l. (*Leguminosae — Papilionoideae — Loteae*) // Lotus Newsletter [Electronic resource]. — 1997.—Vol. 28. — Mode of access: http://www.psu.missouri.edu/lnl/v.28

№ 8. *Ульянова Т. Ю., Баландин С. А.* Структура фитомассы и химический состав деревьев и кустарников сообществ южных склонов пояса орехово-плодовых лесов Западного Тянь-Шаня // Herba: Moscow Electronic Botanical Journal [Электрон. ресурс]. — 1998. — Режим доступа: http://herba.msu.ru/publications/5/index.html

Если число авторов 4 и более, то схема:

Заглавие / Инициалы и фамилии авторов // Название журнала или сборника [Электрон. ресурс] / Редактор. — **Год.** — Том (выпуск, номер). — **Режим доступа:**

Пример:

№ 9. Коллекции Гербария Московского университета (MW) [Сообщение 5]: двудольные растения [часть 3] (семейства *Geraniaceae — Curtisiaceae*) / *И. А. Губанов, С. А. Баландин, Д. А. Петелин, В. Н. Павлов, Т. В. Багдасарова, Т. П. Баландина, Н. К. Шведчикова* // Herba: Moscow Electronic Botanical Journal [Электрон. ресурс]. — 1998. — Режим доступа: http://herba.msu.ru/publications/4/index.html

[6] Допускается под заголовком (фамилией) включать и более 3-х авторов.
[7] Приводят и место издания (перед годом), если оно указано.
[8] Если указаны.

ПУБЛИКАЦИИ НА ФИЗИЧЕСКОМ НОСИТЕЛЕ (CD-ROM, ДИСКЕТЫ И ДР.)

Схема описания

Основное заглавие [Общее обозначение материала]: Сведения, относящиеся к заглавию = Параллельное заглавие / Сведения об ответственности. — **Сведения об издании.**[9] — **Место издания (изготовления):** Имя издателя (изготовителя), **Дата.** — **Специфическое обозначение материала** и объем. — **Системные требования:**

Если число авторов не более 3, то схема:

Фамилия(и), инициалы автора(ов). Основное заглавие [Электрон. ресурс]: Уточняющее заглавие. — **Издание (версия).** — **Город (страна):** Издатель, **Дата.** — **Специфика материала** и объем. — **Систем. требования:**

Пример:

№ 10. *Lauber K.*, *Wagner G.* Flora Helvetica auf CD-ROM [Electronic resource]. — Bern etc.: P. Haupt, 1997. — CD-ROM. — System requirements: IBM PCs 386 DX or better; CD-ROM drive; Windows 95; 8 MB RAM; col. SVGA monitor.

Если число авторов 4 и более, коллективный автор, то схема:

Основное заглавие [Электрон. ресурс]: Уточняющее заглавие **/ И. О. Фамилии авторов;** (и, или) Учреждение; (и, или) Редактор. — **Издание (версия).** — **Город (страна):** Издатель, **Дата.** — **Специфика материала** и объем. — **Систем. требования:**

Примеры:

№ 11. Index Kewensis on CD-ROM [Electronic resourse]. — Version 2.0 for Windows. — Oxford, UK: Univ. Press, Feb. 1997. — CD-ROM. — System requirements: IBM PCs 486/33 or better; 2X CD-ROM drive; 2 MB free harddisk space; Windows 3.1/95; 8/16 MB RAM; color monitor.

№ 12. Бобовые Северной Евразии [Электрон. ресурс]: Информационная система на компакт-диске / *Ю. Р. Росков*, *Г. П. Яковлев*, *А. К. Сытин*, *С. А. Жезняковский.* — СПб., 1998. — 1 компакт-диск. — Систем требования IBM PC-совместим. компьютер i386 и выше; дисковод CD-ROM; 6 MB свобод. места на HDD; DOS 6.xx; расшир. операт. память не менее 1 MB; цвет. SVGA монитор.

№ 13. Linnaean Collection of the Herbarium of Moscow State University [Electronic resource]: Digital images. Comments. Historical review / *S. A. Balandin*, *I. A. Gubanov*, *Ch. E. Jarvis*, *S. R. Majorov*, *S. S. Simonov*, *D. D. Sokoloff*, *S. V. Sukhov.* — Moscow, Russia: Moscow State Univ., 2001. — 1 CD-ROM. — System requirements: IBM PC or Apple Macintosh; CD-ROM drive; Internet Explorer 5.0 or better with Java support; Windows 95-2000 or Mac OS 7.6.1 or better; 32 MB RAM or more; SVGA color monitor.

№ 14. РБО [Электрон. ресурс]: Справочник / Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН. — СПб., 1998. — 1 дискета 3.5′/1.44 MB. — Систем требования IBM PC-совместим. компьютер; дисковод 3.5′; Windows 95; цвет. SVGA монитор.

Несмотря на внесенные сокращения, предложенные схемы все же несколько перегружены. Вполне вероятно, что в недалеком будущем, когда электронные публикации станут привычными для всех, будет разработано и более простое их описание. Однако предложенные схемы решают основную задачу — помогают описать ресурс для включения в список литературы на правах полноценной публикации, которую можно отыскать по указанным параметрам и использовать в работе.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность главному библиотекарю Российской государственной библиотеки Т. А. Бахтуриной за большую помощь в работе.

---

[9] Начиная со второго издания.

Базы данных на компактных оптических дисках (CD-ROM): Аннот. каталог / Рос. гос. б-ка. М., 1997. Вып. 1. 61 с.; М., 2000. Вып. 2. 39 с.

Баландин С. А. Вместо редакционной колонки, или Информация с размышлением...// Herba: Moscow Electronic Botanical Journal [Электрон. ресурс]. 1999. Режим доступа: http://herba.msu.ru/journal/pre.html.

Бахтурина Т. А. Основные положения пересмотра ГОСТа 7.1-84 «Библиографическое описание документа. Общие требования и правила составления» // Библиотеки и ассоциации в меняющемся мире: новые технологии и новые формы сотрудничества: Матер. конф., г. Евпатория, 10—18 июня 1995. М., 1995. Т. 1. С. 130—132. (2-я Междунар. конф. «Крым 95»).

Библиографическая запись. Библиографическое описание электронных ресурсов. Межгос. стандарт.

Библиографическое описание электронных ресурсов: Метод. рекомендации / Сост.: *Т. А. Бахтурина, И. С. Дудник, Л. Д. Плохоцкая*; Отв. ред. *Н. Н. Каспарова*; Рос. гос. б-ка, Межрегион. ком. по каталогизации. М., 1997. 30 с.

Галеева И. С. Справочник «Информационные ресурсы Интернет»: опыт создания электронного путеводителя // Библиотеки и ассоциации в меняющемся мире: новые технологии и новые формы сотрудничества: Матер. конф. Судак, 5—13 июня 1999 г. М., 1999. Т. 1. С. 267—269. (6-я Междунар. конф. «Крым 99»).

ГОСТ 7.11-78. Сокращение слов и словосочетаний на иностранных европейских языках в библиографическом описании. Переизд. (дек. 1985 г.) с Изм. № 1, 2.

ГОСТ 7.1-84. Библиографическое описание документов. Общие требования и правила составления.

ГОСТ 7.12-93. Библиографическая запись. Сокращение слов на русском языке. Общие требования и правила.

Калиниченко И. М. Оформление курсовых и дипломных работ. Биологические науки: Учеб.-метод. пособие. 2-е изд., перераб. и доп. М., 1987. 135 с.

Каспарова Н. Н. Библиографическое описание электронных ресурсов в России: национальные аспекты в контексте международного опыта // Библиотеки и ассоциации в меняющемся мире: новые технологии и новые формы сотрудничества: Матер. конф., Судак, 5—13 июня 1999 г. М., 1999. Т. 1. С. 304—305. (6-я Междунар. конф. «Крым 99»).

Каспарова Н. Н. Российская база метаданных и унификация библиографического описания электронных ресурсов (ЭР) // Библиотеки и ассоциации в меняющемся мире: новые технологии и новые формы сотрудничества: Тр. конф., Судак, 3—11 июня 2000 г. М., 2000. Т. 1. С. 407—409. (7-я Междунар. конф. «Крым 2000»).

Правила составления библиографического описания / Межвед. каталогизац. комис. при Гос. б-ке СССР им. В. И. Ленина. М., 1986—1993. Ч. 1—6.

Российские электронные издания: Каталог. Вып. 4: Новые поступления в государственный Депозитарий. М.: НТЦ «Информрегистр», 2000. 80 с.

Цветкова В. А. Информационные ресурсы России в области научной и технической информации // Библиотечное дело и проблемы информатизации общества: Тез. докл. междунар. науч. конф., Москва, 27—28 апр. 1999 г. М., 1999. Ч. 1. С. 186—188.

Шпанцева С. М. К вопросу о нормативно-правовом обеспечении комплектования фонда НБ электронными изданиями (на примере РГБ) // Библиотеки и ассоциации в меняющемся мире: новые технологии и новые формы сотрудничества: Тр. конф., Судак, 3—11 июня 2000 г. М., 2000. Т. 1. С. 312—315. (7-я Междунар. конф. «Крым 2000»).

ISBD (ER): International standard bibliographic description for electronic resources / Intern. Federation of Libr. / Assoc. a. Inst. München: K. G. Saur, 1997. X. 109 p.

Lauber K., Wagner G. Flora Helvetica. Bern. etc.: P. Haupt, 1996. 1613 s.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia: A checklist = Бобовые Северной Евразии: Конспект. Kew: Publ. Royal Botan. Gardens, 1996. 724 p.

SUMMARY

The specific terms and concepts indispensable for electronic resources identification are explained. The working schemes are offered for the bibliographic description of publications in computer networks and on physical data media. The schemes are designed with allowance for Russian and international normative and recommendation documents. Each scheme is illustrated by concrete examples of botanical electronic publications.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.662

© М. Н. Ломоносова, А. А. Красников, С. А. Красникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *CHENOPODIACEAE* ИЗ СИБИРИ

M. N. LOMONOSOVA, A. A. KRASNIKOV, S. A. KRASNIKOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF THE *CHENOPODIACEAE* SPECIES FROM SIBERIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 07.12.2000

Изучены хромосомные числа 15 видов сем. *Chenopodiaceae* из Сибири.
Ключевые слова: *Chenopodiaceae*, числа хромосом, Сибирь.

Atriplex cana C. A. Mey., 2n = 18. Алтайский край, Славгородский р-н, оз. Б. Яровое, с. Куатовка, 1999 г., И. Красноборов.

A. laevis C. A. Mey., 2n = 18. Алтайский край, Третьяковский р-н, с. Корболиха, 1999 г., И. Красноборов.

A. patens (Litv.) Iljin, 2n = 36. Красноярский край, г. Абакан, 1989, М. Ломоносова; Тувинская АССР: с. Эрзин, 1989 г., М. Ломоносова; Пий-Хемский р-н, оз. Белое, 1989 г., М. Ломоносова; Тес-Хемский р-н, с. О-Шынаа, 1989 г., М. Ломоносова; Кызыльский р-н, устье р. Сесерлиг, 1989 г., М. Ломоносова.

A. verrucifera Bieb., 2n = 18*. Алтайский край, Хабарский р-н, с. Серп и Молот, 1999 г., И. Красноборов.

Camphorosma lessingii Litv., 2n = 12. Алтайский край, Славгородский р-н, оз. Большое Яровое, 1999 г., И. Красноборов.

Chenopodium album L., 2n = 54. Новосибирская обл.: Карасукский р-н, оз. Горькое, 1986 г., М. Ломоносова; Чановский р-н, оз. Карачинское, 1987 г., М. Ломоносова; г. Новосибирск, 1990, М. Ломоносова, А. Красников; Тувинская АССР: Тес-Хемский р-н, с. Холь-Ежу, 1989 г., М. Ломоносова; Эрзинский р-н, оз. Тере-Холь, 1989 г., М. Ломоносова; г. Кызыл, 1989 г., М. Ломоносова; Красноярский край: Боградский р-н, с. Борец, 1989 г., М. Ломоносова; Усть-Абаканский р-н, д. Красный Камень, 1989 г., М. Ломоносова; г. Абакан, 1989 г., М. Ломоносова; Алтайский край: Онгудайский р-н, с. Хабаровка, 1990 г., М. Ломоносова, А. Красников; устье р. Чуи, 1990 г., М. Ломоносова, А. Красников; Улаганский р-н, с. Акташ, 1990 г., М. Ломоносова, А. Красников; Тальменский р-н, с. Новоперуново, 1990 г., М. Ломоносова, А. Красников; Кош-Агачский р-н, Курайская степь, 1990, М. Ломоносова, А. Красников.

C. acerifolium Andrz., 2n = 36*. Томская обл., Кривошеинский р-н, пос. Красный Яр, 1994, Е. Лапшина.

C. gubanovii Suchor., 2n = 18*. Алтай, пос. Кош-Агач, 1990, М. Ломоносова.

C. prostratum Bunge, 2n = 36. Якутия, Нижнеколымский р-н, пос. Черский, 1983 г., Н. Большаков.

---

* Звездочкой отмечены числа хромосом, определенные впервые.

Salsola tragus L., 2n = 36. Новосибирская обл., Карасукский р-н, с. Троицкое, 1986 г., М. Ломоносова.

Suaeda acuminata (C. A. Mey.) Moq., 2n = 18*. Алтайский край: Бурлинский р-н, оз. Большое Топольное, 1999 г., И. Красноборов; пос. Бурсоль, 1999 г., И. Красноборов; Краснозерский р-н, с. Зубково, 1999 г., И. Артемов, А. Королюк.

S. altissima L., 2n = 18. Алтайский край, Михайловский р-н, с. Михайловское, 1999 г., И. Красноборов.

S. linifolia Pall., 2n = 18. Алтайский край, Локтевский р-н, пос. Новенький, 1999 г., И. Красноборов.

S. prostrata Pall., 2n = 18. Алтайский край: Краснозерский р-н, с. Зубково, 1999 г., И. Красноборов; Локтевский р-н, пос. Новенький, 1995, А. Королюк.

S. salsa (L.) Pall., 2n = 36. Новосибирская область, г. Карасук, 1986, М. Ломоносова.

Гербарные образцы изученных растений хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск (NS).

SUMMARY

Chromosome numbers for 15 Siberian *Chenopodiaceae* species are presented.

УДК 576.316.7 : 582.734.4(571.6) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 9

© С. А. Волкова, И. В. Мельникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

S. A. VOLKOVA, I. V. MELNIKOVA. THE CHROMOSOME NUMBERS OF THE *ROSA* SPECIES (*ROSACEAE*) FROM THE RUSSIAN FAR EAST

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 22.12.2000

Приведены хромосомные числа всех 7 видов рода *Rosa*, произрастающих на российском Дальнем Востоке.

Ключевые слова: *Rosa*, числа хромосом, Дальний Восток.

Сведения о числах хромосом дальневосточных видов рода *Rosa* приводятся в сводках по хромосомным числам и в специальных работах ряда авторов (Хромосомные.., 1969; Крогулевич, Ростовцева, 1984; Пробатова, Соколовская, 1995; Рудыка, 1995; Муратова и др., 1998). Нами при таксономическом изучении дальневосточных шиповников определены хромосомные числа из новых мест произрастания. Материал для исследования *R. gracilipes* взят из locus classicus.

Гербарные образцы изученных видов хранятся в гербарии лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского ин-та биоорганической химии ДВО РАН (г. Владивосток).

Род *Rosa* L.

Sect. *Synstylae* DC.

Ser. *Multiflorae* Yu et Ku.

Rosa maximowicziana Regel, 2n = 14. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Прохладное, берег Амурского залива, 2000 г., И. Мельникова.

Sect. *Cinnamomeae* DC.

Ser. *Cinnamomeae* (DC.) Rchd.

R. amblyotis C. A. Mey., 2n = 14. Камчатская обл., Елизовский р-н, окр. пос. Паратунка, березовый лес, 2000 г., И. Мельникова.

R. davurica Pall., 2n = 14. Приморский край, Уссурийский р-н, окр. с. Алексей-Никольское, долина р. Казачка, 2000 г., И. Мельникова.

Ser. *Acicularis* (Juz.) Chrshan. ex Gorovoi et Pankov

R. acicularis Lindl., 2n = 42. Приморский край, Шкотовский р-н, окр. с. Стеклянуха, среди крупных камней на западном склоне, у вершины хребта, 2000 г., И. Мельникова.

Ser. *Koreanae* Gorovoi et Pankov

R. koreana Kom., 2n = 14. Приморский край, Шкотовский р-н, окр. с. Стеклянуха, среди крупных камней на западном склоне, у вершины хребта, 2000 г., И. Мельникова.

Ser. *Rugosae* (Juz.) Gorovoi et Pankov

R. rugosa Thunb., 2n = 14. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Прохладное, берег Амурского залива, 2000 г., И. Мельникова.

Sect. *Pimpinellifoliae* DC.

R. gracilipes Chrshan. (*R. spinosissima* L., Ворошилов, 1985; *R. pimpinellifolia* L. p. p., Черепанов, 1995), 2n = 14. Приморский край, Шкотовский р-н, бассейн верхнего течения р. Артемовка (Майхэ), урочище Пейшула, у вершины Змеиной сопки, на известняках, 2000 г., И. Мельникова.

Число хромосом определено для вида впервые.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Муратова Е. Н., Пименов А. В., Седельникова Т. С., Нелюбина М. И. Числа хромосом некоторых древесных растений // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 148—149.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 85—88.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений юга российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 87—90.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 926 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Chromosome numbers of all *Rosa* species growing in the Russian Far East are presented.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© В. И. Грубов, А. Е. Бородина-Грабовская

СОТРУДНИЧЕСТВО К. И. МАКСИМОВИЧА С ЯПОНСКИМИ БОТАНИКАМИ В ИЗУЧЕНИИ ФЛОРЫ ЯПОНИИ[1]

V. I. GRUBOV, A. E. BORODINA-GRABOVSKAYA. COLLABORATION OF C. I. MAXIMOWICZ WITH JAPANESE BOTANISTS IN THE STUDY OF THE FLORA OF JAPAN

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Гербарий
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
e-mail: alice@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 21.02.2001

К. И. Максимович после трехлетнего (1861—1863) изучения флоры Японии поддерживал тесное сотрудничество с японскими коллегами. Это помогло описанию многих новых для науки видов.
Ключевые слова: К. И. Максимович, японские ботаники, сотрудничество, «Флора Японии».

В ряду имен ученых, внесших основополагающий вклад в познание Японии, стоит имя российского академика Карла Ивановича Максимовича (1827—1891).

К. И. работал в С.-Петербургском Императорском ботаническом саду. Во время кругосветного плавания на фрегате «Диана» в 1853 г. К. И. увлекся богатой флорой Восточной Азии, тогда еще мало известной ученому миру. После второго путешествия на Дальний Восток К. И. в сентябре 1860 г. отправился в Японию. Здесь ему надлежало собирать живые растения для С.-Петербургского ботанического сада, но он решил обстоятельно изучить флору этой страны и собрать гербарий.

Япония в те годы переживала смуту, доступ во внутренние районы страны для иностранцев был закрыт и ограничен лишь портовыми городами. Максимович приехал в г. Хакодате, где было открыто первое и единственное тогда в Японии российское консульство. Он получил разрешение экскурсировать вокруг города в радиусе 30 верст. Сразу же возникла необходимость иметь надежного помощника из местных жителей, который мог бы облегчить общение с японским населением и собирать растения за пределами разрешенной зоны. Этим помощником стал 19-летний Сукава Чоноски (Anatolius Tschonaski, так он именуется на гербарных этикетках Максимовича). Чоноски только сопровождал К. И. в экскурсиях, помогая коллекционировать растения, но в дальнейшем, научившись выполнять эту работу самостоятельно, собирал растения во внутренних районах страны, недоступных для Максимовича (Maximowicz, 1866a). Благодарный К. И. увековечил его имя в науке, назвав в его честь целый ряд новых видов — *Acer tschonoskii* Maxim., *Carpinus tschonoskii* Maxim., *Leucothoe tschonoskii* Maxim., *Lonicera tschonoskii* Maxim., *Pyrus tschonoskii* Maxim., *Rhododendron tschonoskii* Maxim. и *Trillium tschonoskii* Maxim., а японские ботаники поставили ему памятник на родине.

После отъезда К. И. зимой 1864 г. Чоноски продолжал коллекционировать растения в различных районах Японии и присылать гербарные образцы и семена в С.-Петербург еще много лет (до 1890 г.). Собранные им образцы (особенно много его сборов 1864 и 1865—1866 гг., а также конца 1880-х годов) составляют, вероятно,

[1] Опубликовано в сокращенном виде в книге: К. И. Максимович и Т. Макино. Makino Botanical Garden, Kochi, Japan. Ed. T. Koyama. 2000. P. 10—15.

не менее половины всей японской коллекции Максимовича. Полевые этикетки, написанные Чоноски по-японски, были переведены на русский язык, вероятнее всего архимандритом Анатолием, членом Духовной миссии русской Православной Церкви в Японии, через которого К. И. осуществлял связь с Чоноски, расчеты с ним и пересылку собранных им коллекций в С.-Петербург. Отец Анатолий был весьма образованным человеком, знал японский язык, интересовался растениями и даже сам собирал их на хр. Хаконе (в гербарии БИН РАН (LE) встречаются отдельные образцы, собранные им). Поскольку Чоноски собирал растения с большим количеством дублетов, он по одному экземпляру с номером, японским названием и личными наблюдениями оставлял у себя для контроля. К сожалению, эта справочно-контрольная коллекция была утрачена. Вот что писал Карлу Ивановичу о последней встрече с Чоноски 4(16) XII 1890 г. епископ отец Николай, глава русской Духовной миссии, также посредник в общении с Чоноски: «Чоноски, по всему чувствуется, очень счастлив служить Вам, просит меня передать его приветствие и уважение к Вам и на будущее время он всегда слуга и исполнитель Ваших приказаний». Это был последний привет Чоноски своему любимому и почитаемому начальнику и учителю. Весть о внезапной кончине К. И. (в начале следующего года (16 II 1891 г.)) повергла в глубокую скорбь этого простого и доброго человека.

Возможно, что первоначально Максимовичу помогал расшифровывать японские названия местностей и растений М. Альбрехт (M. Albrecht), врач российского консульства в Хакодате (1858—1864 гг.), который сам собрал значительную гербарную коллекцию в окр. Хакодате, переданную им впоследствии Максимовичу. По его сборам К. И. описал несколько новых видов и один из них назвал его именем — *Rhododendron albrechtii* Maxim.

Сборы японских растений и Максимовича, и Чоноски изобилуют многочисленными дублетами (до 40 экземпляров) и отличаются полнотой и качеством образцов. Впоследствии Максимович разослал дублетные экземпляры своей коллекции в основные гербарии мира.

Чоноски вместе с Максимовичем коллекционировал растения в 1861 г. на о-ве Хоккайдо, в 1862 г. на о-ве Хонсю, в 1863 г. на о-ве Кюсю (Bretschneider, 1898; Бородина-Грабовская, 2000). Во время путешествия (см. таблицу) К. И. вел очень подробную документацию увиденного и собранного: рисовал карты, вел полевые дневники с подробным изложением событий и наблюдений, делал полевые заметки и зарисовки, составлял списки собранного гербария (по датам и с номерами), семян, живых растений и образцов древесины.

Старая японская карта, сделанная, вероятно, А. И. Воейковым, с обозначением (синим карандашом) мест сбора растений Чоноски, была передана в дар Японскому ботаническому обществу в августе 1993 г. В. И. Грубовым через д-ра Кидзаки Оба (H. Ohba).

Главной задачей К. И. был сбор посадочного материала для пополнения коллекций живых растений С.-Петербургского ботанического сада — семян, луковиц, корневищ, клубней и черенков. Для этого помимо сборов в природе он приобретает растения (особенно культивировавшиеся, декоративные и хозяйственно-полезные) у местного населения. Сбор гербарных образцов в научных целях был делом его личной инициативы и заинтересованности.

Будучи человеком общительным, доброжелательным и располагающим к себе, К. И. легко устанавливал отношения[2] с торговцами растений, садоводами-любителями, крестьянами, получая интересующие его растения. В результате его трехлетней работы в Японии С.-Петербургский ботанический сад стал обладателем одной из самых богатых в мире коллекций японских живых растений и гербария.

Задумав написать полную и критическую «Флору Японии», К. И. стремился собрать как можно больше гербарных материалов и достоверных литературных

[2] Вначале, вероятно не без помощи Чоноски, он освоил разговорный язык и простейшую японскую письменность «катакана»; на многих этикетках его рукой нанесены японские названия растений.

Маршруты К. И. Максимовича по Японии (приводятся по: E. Bretschneider, 1898; Бородиной-Грабовской, 2000)

Даты	Пункты
12 IX 1860	Посьет
18 IX 1860 28 XI 1861	Хакодате, о-в Хоккайдо
1 XII 1861 26 XII 1861	Иокогама, о-в Хонсю
4 I 1862 30 III 1862	Нагасаки, о-в Кюсю
4 IV 1862 16 XII 1862	Окр. Иокогама и Едо, о-в Хонсю (горы Хаконе, г. Фудзияма)
21 XII 1862 27 XII 1863	Окр. Нагасаки и внутренние районы о-ва Кюсю (вулкан Вунзен, горы Куджосан, г. Нара, Симабара)
9 I 1864	Иокогама
11 II 1864	Отправление в Европу (через мыс Доброй Надежды)
10 VII 1864	Прибытие в С.-Петербург

сведений всюду, где это было возможно, в том числе и от своих зарубежных коллег. С этой целью он побывал в Упсале (коллекция Thunberg), в Вюрцбурге (коллекция Siebold), Лейдене (коллекция Siebold, Miquel и др.), а также в Лондоне (коллекции ряда ботаников). Коллекции, публикации и сведения японских ботаников также могли существенно пополнить его исходные материалы.

К сожалению, нет никаких свидетельств о контактах Максимовича в период его пребывания в Японии с местными ботаниками. В это время будущие японские ботаники, его корреспонденты, находились еще в детском возрасте. Только Yoshio Tanaka был в зрелом возрасте и уже сложившимся ботаником (1838—1916). Tanaka был первым из японских ботаников, чьи сборы в 1864 г. из окр. вулкана Фудзияма поступили к Максимовичу через E. S.-Ch. Cosson и A. Franchet из Парижского Музея, у которого Tanaka стажировался в 1873 и 1877 гг. Эти и другие более поздние сборы послужили материалом для описания Максимовичем более 10 новых видов.

Контакты Максимовича с японскими ботаниками установились после того, как были опубликованы им первоописания новых видов и родов японских растений в Бюллетене С.-Петербургской Академии наук (Maximowicz, 1866—1877).

Первыми в 1883 г. оценили дошедшие до Японии труды К. И. и обратились к нему с просьбами присылать его публикации в порядке обмена и с предложением снабжать его своими сборами K. Ito и R. Yatabe.

Патриарх японской ботаники Keisuke Ito, общавшийся еще с Thunberg и собиравший растения для Siebold, только что отметивший свое восьмидесятилетие, общался с К. И. при посредничестве своего внука — Tokutaro Ito, тогда еще 14-летнего подростка. Тот первым написал К. И. в 1882 г. о торжественном праздновании юбилея своего знаменитого деда и его желании установить с ним связь. К. И. знал о трудах этого ботаника и был в них заинтересован. Он прислал K. Ito 27 своих работ. Ito прислал Максимовичу 97 книг по японской ботанике, зоологии, минералогии и др. К K. Ito обращался Чоноски за советом, где можно найти указанные Максимовичем виды растений. В дальнейшем Ito-младший, унаследовав от деда любовь к ботанике, стал известным ученым, продолжал переписку с К. И., посылал ему гербарные образцы.

Профессор ботаники Токийского университета Ryokichi Yatabe поддерживал переписку с К. И. до последнего года жизни Максимовича. Yatabe советовался с К. И. по вопросам флористики и таксономии, со своими учениками (а среди них были тогда K. Miyabe и T. Makino) присылал гербарий для него. В последующие годы было передано Максимовичу множество растений из разных районов Японии.

Круг японских корреспондентов Максимовича значительно расширился после проходившего в августе 1884 г. в С.-Петербурге Международного конгресса по ботанике и садоводству. Для участия в нем прибыли Yasusado Tashiro и Shozo Tokuda, официальные представители Японии. Они привезли с собой для К. И. коллекции растений как собственные, так и Y. Tanaka, R. Yatabe, J. Matsumura и лично познакомились с ним. Они были гостями Максимовича в его квартире в С.-Петербургском ботаническом саду. Впоследствии эти ботаники вели переписку с К. И. до 1889 г., присылали свои очень ценные для К. И. сборы растений с южных островов — Рюкю, Амами и Яйяма. Tokuda также много помогал отцу Анатолию в разборке гербарных сборов Чоноски и других японских коллекторов, подготовке их к отправке Максимовичу (уточнение мест сбора, определение японских названий видов, которые он хорошо знал, и т. п.). Продолжали присылать свои сборы Y. Tanaka, T. Ito, R. Yatabe, J. Matsumura, S. Okubo.

Jinzo Matsumura в период своего пребывания в Германии также переписывался с Максимовичем в 1886 и 1887 гг. Там он проходил стажировку в ботанических институтах Вюрцбурга и Гейдельберга (в Вюрцбурге сдал экзамен на докторскую степень). По свидетельству своего друга K. Miyabe, он превосходно знал флору Японии. У К. И. Matsumura консультировался по ряду вопросов таксономии японских растений и даже собирался приехать к нему, чтобы поработать в Гербарии, но ему не удалось добиться продления своей командировки.

В Гербарии БИН РАН хранится значительное собрание растений Y. Tanaka, R. Yatabe, Y. Tashiro, J. Matsumura, T. Ito, составляющие более 3 тыс. листов. По их образцам Максимович описал множество новых видов (Maximowicz, 1877—1893), назвав ряд из них именами этих коллекторов: *Tsusiophyllum tanakae* Maxim., *Lysimachia tanakae* Maxim., *Silene tanakae* Maxim., *Euonymus tanakae* Maxim., *Saussurea tanakae* Franch. et Savat. ex Maxim., *Cardamine tanakae* Franch. et Savat., *Orchis* (*Chondradenia*) *yatabei* Maxim. ex Makino, *Rhododendron tashiroi* Maxim., *Galactia tashiroi* Maxim., *Ophelia tashiroi* Maxim., *Illicium tashiroi* Maxim., *Ficus tashiroi* Maxim., *Anoectochilus tashiroi* Maxim., *Clematis tashiroi* Maxim., *Calamagrostis matsumurae* Maxim.

Наиболее активными японскими корреспондентами Максимовича стали молодые ботаники Kingo Miyabe (1860—1951) и Tomitaro Makino (1862—1957), будущие корифеи японской флористики. В архиве Максимовича сохранились 8 писем K. Miyabe (1885—1889 гг.). Miyabe также присылал К. И. свои гербарные сборы с о-ва Хоккайдо (1884—1887 гг.), по которым были описаны новые виды, в том числе *Acer miyabei* Maxim. (назван Максимовичем в его честь). T. Makino поддерживал связь с К. И. через отца Анатолия и отца Николая. Miyabe и Makino учились систематике и таксономии на трудах Максимовича, почитали его как своего учителя и стремились приехать к нему.

Летом 1889 г. Miyabe гостил у К. И. около двух недель. Впоследствии он написал на японском языке биографию Максимовича (Miyabe, 1905). В ней он поделился личными впечатлениями о К. И., его жене и дочери. К 100-летию со дня рождения Максимовича Miyabe (1927) организовал научную конференцию в Саппоро. Труды этой конференции Miyabe подарил дочери Максимовича — Герте Карловне (в замужестве Луниной). В день празднования юбилея К. И. Российской Академией наук он прислал поздравление от имени японских ботаников (среди них были T. Makino, T. Ito и др.).

T. Makino долгое время копил деньги для поездки к Максимовичу и через отца Николая (письмо от 4 (16) декабря 1890 г.) просил у него разрешения приехать в С.-Петербург «для усовершенствования в своих ботанических познаниях» и дать ему

какую-нибудь работу в Ботаническом саду, так как денег у него на проживание в С.-Петербурге не было и он готов был жить впроголодь, лишь бы учиться у Максимовича. Но его мечта не сбылась, он опоздал — письмо дошло до К. И. перед самой его кончиной.

Свое преклонение перед К. И. Максимовичем и печаль по поводу его ранней кончины Makino выразил в стихотворении «Выражение чувств».

С 1884 по 1890 г. Makino отправил Максимовичу для изучения огромное количество гербарных листов (несколько тысяч), в основном с о-ва Сикоку. По этим сборам К. И. описал около 30 новых для науки видов растений, назвав один из них его именем — *Sedum makinoi* Maxim. Впоследствии Makino присылал в LE почти каждый год, вплоть до 1941 г., свои обширные и интересные коллекции из разных районов Японии.

Всего по сборам своих японских коллег К. И. описал более 50 видов японских растений, многим из них он присвоил имена их коллекторов.

Большинство своих японских коллег Максимович знал лишь по переписке. Он охотно и незамедлительно отвечал на их вопросы и просьбы (проверить или отредактировать описания растений, прислать оттиски своих публикаций и т. п.), поэтому быстро приобрел известность, авторитет, большое уважение и благодарность японских ботаников. Miyabe отмечал в биографии Максимовича и в своих письмах, как быстро и исчерпывающе полно ответил К. И. на его вопрос о флоре Курильских островов и Камчатки.

Сосредоточив в своих руках огромный фактический материал (гербарный и литературный), К. И. Максимович начал составлять свою «Флору Японии». Им была проделана большая подготовительная работа, в его архиве имеются незаконченный конспект самой «Флоры» (с указанием синонимов, фенологии, местонахождений, местообитаний, диагностических признаков видов, в некоторых случаях с определительными ключами), а также картотека видов японской флоры на специальных отпечатанных бланках-анкетах. Это замечательное начинание Максимовичу не удалось довести до конца. Помешали обстоятельства, а затем неожиданная ранняя кончина. Он должен был все свое время и все усилия посвятить решению новой задачи — обработке (и публикации ее результатов) поступивших к нему колоссальных коллекций растений, собранных к этому времени экспедициями Н. М. Пржевальского, Г. Н. Потанина, М. В. Певцова и П. Я. Пясецкого в Центральную Азию, растительный мир которой был почти не известен науке. Эти коллекции сулили много интересных открытий, и К. И. не мог отказаться от этой увлекательной работы. Вклад К. И. Максимовича в развитие ботанической науки, особенно флористики Японии, огромен. Им описано более 350 видов и 16 родов японской флоры сосудистых растений. И в этом ему очень помогли японские коллеги, в его творениях заложена и частица их труда.

Слова высокой оценки трудов и выражение восхищения огромной гербарной коллекцией Максимовича мы находим в письме известного японского ботаника Tyosaburo Tanaka (от 17 XI 1927 г.) к дочери К. И. по случаю празднования Российской Академией наук 100-летию со дня его рождения: «Многие известные ботаники посетили Японию, но никто не оставил такого большого впечатления, как К. И. Максимович... В своих многочисленных и значительных работах о японских растениях М. благодаря помощи его известнейшего японского коллектора Чоноски достиг очень многого. Отдавая дань его публикациям, японцы приветствовали экспедицию М., которая открыла глаза на наш великолепный растительный мир. В результате мир имеет чрезвычайно обильные эксикаты так хорошо известной японской коллекции Максимовича. Не будет преувеличением сказать, что Япония впервые стала известна культурному миру всех стран благодаря этой обширной коллекции, разосланной по всему свету... Мы все сейчас чувствуем его бессмертие в науке и вспоминаем нашу любовь и уважение к этому большому другу Японии и знаменитому учителю наших ботаников».

Благодарности

В этой статье использованы архивные материалы из фонда К. И. Максимовича в Петербургском отделении Архива Российской Академии наук (ПФА РАН, фонд № 82). Авторы благодарят зам. директора этого учреждения М. Ш. Файнштейна и сотрудников за предоставленную ими возможность и помощь в изучении документов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородина-Грабовская А. Е. The routes of K. I. Maximowicz Rv. Amur, Sungari, Ussuri, Manchuria and Japan (1859—1864). Максимович и Макино. Makino Botanical Garden, Kochi, Japan. Ed. T. Koyama. 2000. P. 20—21.

Иванова Г. Д. Русские в Японии XIX—начала XX в. Несколько портретов. (Серия «Культура народов Востока»). М., 1993. 170 с.

Bretschneider E. V. History of European botanical discoveries in China. 1898. P. 581—611, 1066—1075.

Maximowicz C. I. Diagnoses breves plantarum novarum Japoniae et Mandshuriae, Decas I—XX // Bull. Acad. imp. Sci. St. Petersburg, 1866—1877. Vol. 10—22.

Maximowicz C. I. Diagnoses plantarum novarum Asiaticarum, I—VIII // Bull. Acad. imp. Sci. St. Petersburg, 1877—1893. Vol. 23—32 + (s. n.).

Miyabe K. Carl Johann Maximowicz // Trans. Sapporo Natur. Hist. Soc. 1905. Vol. 1. P. 1—9.

Miyabe K. Centennial of birth of Carl Johann Maximowicz celebrated in Sapporo, Hokkaido, under the auspices of the Sapporo Natural History Society // Trans. Sapporo Natur. Hist. Soc. 1927. Vol. 10. Pt 1. P. 81—107.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47+57):581.9

© Е. В. Байкова, М. Н. Ломоносова, Т. А. Павлова,
Д. Н. Шауло, О. С. Жирова

ИВАН МОИСЕЕВИЧ КРАСНОБОРОВ
(к 70-летию со дня рождения)

E. V. BAIKOVA, M. N. LOMONOSOVA, T. A. PAVLOVA, D. N. SHAULO, O. S. ZHIROVA.
IVAN MOISEYEVICH KRASNOBOROV (ON THE OCCASION OF HIS 70th BIRTHDAY)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 11.04.2001

23 апреля 2001 г. исполнилось 70 лет известному российскому ботанику, профессору Ивану Моисеевичу Красноборову. Родился он в д. Успенка Емельяновского р-на Красноярского края в крестьянской семье. Детские и школьные годы И. М. прошли в пос. Стеклозавод. В 1948 г. после окончания школы поступил на факультет естествознания и химии Красноярского государственного педагогического ин-та. Во время обучения в институте большое влияние на формирование его мировоззрения оказал профессор кафедры ботаники, известный исследователь флоры Красноярского края Леонид Михайлович Черепнин (1906—1961), который смог привить любовь к растениям и ботаническим исследованиям многим молодым людям, впоследствии ставшим известными ботаниками.

После окончания института в 1952 г. И. М. работал директором школы в пос. Мина, расположенном в Восточном Саяне. Помимо преподавательской деятельности он совершает многочисленные экскурсии, во время которых собирает гербарий и делает геоботанические описания растительных сообществ. Восточный Саян с его удивительными по своей красоте лесами, альпийскими лугами и высокогорными тундрами очаровал молодого исследователя. Поступив в аспирантуру на кафедру ботаники Красноярского педагогического ин-та, он продолжает исследования в Восточном Саяне, на Кутурчинском белогорье.

В 1962 г. по приглашению дирекции Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР И. М. переезжает из Красноярска в Новосибирск. На его становление как флориста и систематика большое влияние оказали выдающиеся ботаники — Л. П. Сергиевская, А. И. Толмачев, В. И. Грубов.

В мае 1963 г. в Московском государственном педагогическом ин-те им. В. И. Ленина И. М. успешно защищает кандидатскую диссертацию «Флора и растительность Кутурчинского белогорья», содержание и выводы которой не потеряли актуальности до настоящего времени.

Вся его последующая научная, преподавательская и организационная деятельность связана с Центральным сибирским ботаническим садом СО РАН и флористическими исследованиями Сибири. В 1960-е гг. И. М. совместно с сотрудниками лаборатории Геоботаники, позднее в составе лаборатории Гербарий, заведующим которой он был избран в 1968 г. и остается до настоящего времени, изучает растительный покров юга Красноярского края, Хакасии и Тувы. Здесь ярко проявляется его стремление к обследованию горных территорий, значительные районы которых из-за удаленности

и труднодоступности оставались во флористическом отношении совершенно неизученными. С 1964 по 1971 г. он изучает флору и растительность высокогорий Западного Саяна. По материалам оригинальных исследований опубликованы многочисленные статьи и монография «Высокогорная флора Западного Саяна», описаны новые для науки виды растений — *Asplenium sajanense*, *Rhodiola subpinnata*, *Anoplocarium turczaninovii*, а в 1975 г. защищена докторская диссертация.

Одновременно с работой в Западном Саяне И. М. организует широкомасштабные исследования растительного покрова Тувы. Более чем за десятилетний период исследований из большинства районов республики собрана уникальная коллекция растений, около 69 тыс. гербарных образцов. По качеству научной обработки и полноте представленного материала она является лучшей коллекцией растений из Тувы. В это же время И. М. с сотрудниками подготовлены и опубликованы многочисленные статьи, составлен «Определитель растений Тувинской АССР» и написана монография «Редкие и исчезающие виды растений Тувинской АССР», описаны новые для науки виды растений — *Hedysarum sangilense*, *Stevenia sergievskajae*, *Taraxacum sangilense*, *T. tuvinense* и др.

С 1983 по 2000 г. И. М. являлся заместителем директора ЦСБС СО РАН по научной работе. В 1986 г. за большой вклад в изучение растительного покрова Сибири и подготовку научных кадров ему присвоено звание профессора.

Все последующие годы И. М. посвящает изучению флоры и растительности Сибири, Дальнего Востока, Казахстана и Средней Азии. В 1970—1990-х гг. И. М. несколько раз посещал Северную Америку, Европу, участвовал в работе XV Международного ботанического конгресса в Японии, V Международного конгресса ботанических садов в Южной Африке, Международной конференции по сложноцветным в Великобритании. И. М. многие годы входил в состав оргкомитета по организации и проведению Всесоюзных совещаний по изучению и освоению флоры и растительности высокогорий.

Активно И. М. работает над пополнением гербарных коллекций: в настоящее время в основных фондах Гербария ЦСБС (NS) хранится около 250 тыс. видов со всех частей света, это одна из крупнейших коллекций в России.

И. М. — один из инициаторов проекта «Флора Сибири», он член редколлегии издания и ответственный редактор I, V, XIII томов, им проведена таксономическая обработка семейств *Aspleniaceae*, *Amaranthaceae*, *Santalaceae*, рода *Artemisia* и др.

В последние годы И. М. много внимания уделяет изучению региональных флор на юге Сибири, изданию определителей растений: в 2000 г. опубликован «Определитель растений Новосибирской области», в 2001 г. — «Определитель растений Кемеровской области», подготовлен к печати «Определитель растений Алтайского края». Еще одно важнейшее направление исследований И. М. — работа в области охраны природы, издание Красных книг для регионов Южной Сибири (Новосибирская и Кемеровская области, республики Алтай, Хакасия и Тыва). И. М. является одним из лучших флористов России.

Несмотря на загруженность научной работой, И. М. уделяет большое внимание подготовке молодых специалистов-биологов, читает курс ботанической географии в Новосибирском (НГУ), Хакасском (ХГУ), Алтайском (АГУ) и Горно-Алтайском (ГАГУ) государственных университетах. Под его руководством подготовлено и защищено 20 кандидатских и 3 докторские диссертации, его ученики работают во многих научных центрах и высших учебных заведениях России и стран СНГ.

И. М. — автор более 150 печатных научных работ и редактор многих научных изданий. Им описано 19 новых для науки видов сосудистых растений. За большой вклад в развитие отечественной науки правительство Российской Федерации в 1999 г. присвоило ему звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации», а правительством республики Тыва он представлен к званию «Заслуженный деятель науки республики Тыва».

Выдающихся результатов в науке И. М. достиг благодаря огромной работоспособности, целеустремленности, постоянному стремлению к открытиям, высокому про-

фессионализму и эрудиции. Он обладает редким талантом истинного биолога, сочетающим тонкую интуицию и увлеченность исследованием мира растений.

Пожелаем Ивану Моисеевичу доброго здоровья, благополучия и творческого долголетия.

Список опубликованных работ Ивана Моисеевича Красноборова

1959. Конспект флоры Кутурчинского белогорья (Восточный Саян) // Уч. зап. Красноярского пед. ин-та. Т. 15. С. 43—103.

1961. Растительность Кутурчинского белогорья (Восточный Саян) // Уч. зап. Красноярского пед. ин-та. Т. 20. Вып. 1. С. 105—234.

1963. Памяти Леонида Михайловича Черепнина // Бот. журн. Т. 48. № 1. С. 144—146. (Совместно с М. И. Беглановой, Л. И. Кашиной).

1964. Особенности флоры основных типов растительности Кутурчинского белогорья (Восточный Саян) // Растительный покров Красноярского края. Новосибирск. Вып. 1. С. 175—184.

1965. Растительность долины р. Агул (Восточный Саян) // Растительный покров Красноярского края. Новосибирск. Вып. 2. С. 24—48.

Интересные флористические находки в южной части Красноярского края // Там же. С. 213—219.

1966. Основные типы и географические элементы флоры высокогорных лугов сев.-зап. части Восточного Саяна // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. Проблемы ботаники. М.; Л.: Наука. Т. 8.

1967. Новый вид рода *Asplenium* L. из Западного Саяна // Систематические заметки Гербария Томского ун-та. Вып. 84. С. 1—3. (Совместно с С. В. Гудошниковым).

Новый вид рода *Anoplocaryum* Ledeb. из Тувинской АССР // Систематические заметки Гербария Томского ун-та. Вып. 84. С. 3—6.

1968. Некоторые декоративные растения и их хромосомальный состав // Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири. Новосибирск: Наука. С. 30—34. (Совместно с Н. С. Крюковой, В. В. Рубцовой).

1970. *Juniperus nana* Willd., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link., *Anemone caerulea* DC., *Ranunculus altaicus* Laxm., *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., *Saxifraga punctata* L., *S. androsacea* L., *Bupleurum martjanovii* Kryl., *Pedicularis compacta* Steph., *Caragana spinosa* (L.) DC., *C. pygmaea* DC., *Veronica pinnata* L. // Список растений Гербария Флоры СССР. Т. 18. Вып. 1. Л.: Наука. С. 33, 34, 45, 47, 48, 51, 54, 74, 79.

1971. Растительность высокогорий Западного Саяна // Растительные богатства Сибири. Новосибирск: Наука. С. 249—267.

Эколого-фитоценотические особенности некоторых формаций высокогорной растительности Западного Саяна // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука. С. 99—120.

Новые и редкие виды во флоре южной части Красноярского края // Там же. С. 121—124. (Совместно с А. С. Королевой).

Высокогорная растительность западной части Восточного Саяна // Растительность правобережья Енисея. Новосибирск: Наука. С. 136—171.

1973. Новый вид рода *Veronica* из Красноярского края // Новости геогр. и сист. раст. Сибири. Новосибирск: Наука. С. 4—7.

Дополнение к флоре Тувинской АССР // Там же. С. 20—23.

К изучению сибирских видов рода *Anemone* L. // Изв. Томск. отд. ВБО. Т. 6. Томск: Изд-во ТГУ. С. 182—189. (Совместно с Л. П. Зубкус, В. В. Рубцовой).

Новые для Тувинской АССР растения // Бот. журн. Т. 58. № 8. С. 1149—1155. (Совместно с Е. Ф. Пеньковской, М. Н. Ломоносовой, В. М. Ханминчун).

Новые местонахождения редких и новых для флоры Красноярского края растений // Вопросы ботаники и физиологии. Красноярск. Вып. 4. С. 81—87. (Совместно с Л. И. Кашиной).

Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск: Наука. 368 с. (Совместно с А. С. Королевой, Е. Ф. Пеньковской).

1974. Новое дополнение к флоре Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 59. № 5. С. 693—699. (Совместно с Е. Ф. Пеньковской, С. А. Тимохиной, В. М. Ханминчун).

Mannagettaea hummelii H. Smith — новый вид во флоре СССР // Бот. журн. Т. 59. № 8. С. 1207—1209.

Эндемичные высокогорные растения Северной Азии / Под ред. А. И. Толмачева, Л. И. Малышева и др. Новосибирск: Наука. 335 с. (Коллектив авторов).

Заметки по флоре Западного Саяна // Систематические заметки Гербария Томского ун-та. Вып. 85(27). С. 1—4.

1975. Новинки флоры Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 60. № 3. С. 373—379. (Совместно с С. А. Тимохиной, В. М. Ханминчун).

Новый вид рода *Alyssum* L. из Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 60. № 5. С. 663—664.

Числа хромосом некоторых видов растений на юге Сибири // Бот. журн. Т. 69. № 6. С. 853—859. (Совместно с Т. С. Ростовцевой).

Новый вид рода *Hedysarum* L. из Тувинской АССР // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 12. С. 234—237. (Совместно с С. А. Тимохиной).

О роде *Mannagettaea* H. Smith (*Orobanchaceae*) в СССР // Там же. С. 248—250.

1976. Полиплоидия и генезис флоры высокогорий Западного Саяна // Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. С. 58—68.

Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука. 379 с.

(Рецензия). П. Л. Горчаковский. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука. 1975. 283 с. // Бот. журн. Т. 61. № 11. С. 1629—1631.

1977. *Umbelliferae* — зонтичные // Флора Красноярского края. Вып. 7. Томск: Изд-во Томского ун-та. С. 37—64.

Новый вид рода *Helictotrichon* Bess. (*Poaceae*) из Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 62. № 6. С. 854—855.

Третичные реликты во флоре Тувинской АССР // Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск: Наука. С. 4—14.

Путеводитель ботанической экскурсии в Горный Алтай // Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск: Наука. С. 291—311. (Совместно с Л. И. Иваниной).

Четвертое дополнение к флоре Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 62. № 9. С. 1315—1320. (Совместно с М. Н. Ломоносовой, С. А. Тимохиной).

1979. Определитель растений южной части Красноярского края. Новосибирск: Наука. 670 с. (Совместно с М. И. Бегляновой, Е. М. Васильевой, Л. И. Кашиной и др.).

1980. Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири и Дальнего Востока // Бот. журн. Т. 65. № 5. С. 659—667. (Совместно с Т. С. Ростовцевой, С. А. Лигус).

Пятое дополнение к флоре Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 65. № 7. С. 1024—1028. (Совместно с М. Н. Ломоносовой, В. М. Ханминчун, Е. И. Коротковой и др.).

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука. 224 с. (Совместно с В. П. Амельченко, В. Н. Андреевым и др.).

1981. Числа хромосом некоторых видов флоры Сибири // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука. С. 215—220. (Совместно с Т. С. Ростовцевой, С. А. Красниковой).

Гипоарктические виды во флоре Тувинской АССР // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука. С. 112—119.

Кандезия белозоролистная в Сибири // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука. С. 110—111. (Совместно с Н. М. Шутеевым).

Советская ботаническая экспедиция в США // Бюл. Никитск. бот. сада. № 45. С. 10—12. (Совместно с Е. Ф. Молчановым).

1982. Советская ботаническая экспедиция в США // Бюл. ГБС. № 126. С. 89—95. (Совместно с Е. Ф. Молчановым).

Новый вид рода *Elytrigia* из Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 67. № 8. С. 1138—1139. (Совместно с М. Н. Ломоносовой).

Шестое дополнение к флоре Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 67. № 11. С. 1517—1520. (Совместно с М. Н. Ломоносовой, В. М. Ханминчун, Е. И. Коротковой и др.).

1983. Всесоюзное совещание по изучению «Истории растительного покрова Северной Азии». (Новосибирск, ЦСБС СО АН СССР, 8—10 сентября 1981 г.) // Бот. журн. Т. 68. № 7. С. 989—991. (Совместно с Ю. М. Маскаевым).

О *Saussurea dorogostaiskii* и *S. involucrata* в Сибири // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1668—1670. (Совместно с В. М. Ханминчун, А. А. Красниковым, Т. А. Волхонской).

Ботаническая экспедиция в северо-западные районы США // Бюл. ГБС. Вып. 127. С. 99—102. (Совместно с И. О. Байтулиным, В. И. Некрасовым).

1984. Новый вид рода *Saussurea* DC. (*Asteraceae*) из Алтае-Саянской провинции // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 2. С. 14—17. (Совместно с В. М. Ханминчун).

Соссюрея (Горькуша) Дорогостайского — *Saussurea dorogostaiskii* Palib. // Красная книга СССР. М.: Лесная промышленность. Т. 2. С. 93—94. (Совместно с В. Б. Куваевым, Л. И. Малышевым, М. Л. Шелгуновой).

Новые виды семейства *Asteraceae* из Тувинской АССР // Бот. журн. Т. 69. № 4. С. 537—543. (Совместно с В. М. Ханминчун, А. А. Красниковым, Д. Н. Шауло).

1985. (Рецензия). В. И. Грубов. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука. 441 с. // Бот. журн. Т. 70. № 4. С. 563—564. (Совместно с В. М. Ханминчун, Д. Н. Шауло).

Новый вид рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) из Южной Сибири // Бот. журн. Т. 70. № 7. С. 968—973. (Совместно с Г. Р. Азовцевым, В. П. Орловым).

Новый вид рода *Saussurea* (*Asteraceae*) из Тувинской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 3. № 18. С. 8—10. (Совместно с А. Г. Манеевым).

1986. О «тундростепях» на юге Средней Сибири // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С. 131—136.

Автоматизированная информационно-поисковая система для флористических исследований // Бот. журн. Т. 71. № 6. С. 821—826. (Совместно с В. С. Барановым, Р. С. Нигматулиным).

(Рецензия). А. П. Абаимов, И. Ю. Коропачинский. Лиственницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука. 121 с. // Лесоведение. № 3. С. 71—72. (Совместно с А. А. Красниковым).

Новый вид рода *Sanguisorba* L. с Семинского перевала (Алтай) // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. Вып. 3. № 18. С. 3—5. (Совместно с И. Н. Пшеничной).

К бриофлоре Восточного Саяна (Кутурчинское белогорье) // Новое о флоре Сибири. Новосибирск: Наука. С. 222—228. (Совместно с В. Н. Васильевым).

Ботаника. Задания и методические указания по учебной практике // Новосибирск: Изд-во НСХИ. 28 с. (Совместно с П. С. Иваровским).

1987. (Рецензия). М. А. Шемберг. Береза каменная. Новосибирск: Наука. 174 с. // Лесоведение. № 5. С. 75—76. (Совместно с А. А. Красниковым).

Растения Западной сибири (Плауны — Крестоцветные). Учебное пособие. Новосибирск: Изд-во НСХИ. 104 с. (Совместно с П. С. Иваровским).

1988. Соссюрея (Горькуша) Дорогостайского. Бурачок Сергиевской. Пион степной (гибридный). Волчник (Волчеягодник) алтайский. Фиалка надрезанная (совмес-

тно с В. П. Орловым) // Красная книга РСФСР. М.: Росагропром. С. 77, 94, 95, 335, 336, 425, 426, 434.

Прострел колокольчатый — *Pulsatilla campanella* // Биоэкологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск: Наука. С. 148—159. (Совместно с А. М. Агаповой, Т. А. Павловой).

Флора Сибири. Т. 1. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*. Новосибирск: Наука. 200 с. (Совместно с Л. И. Кашиной, Д. Н. Шауло, С. А. Тимохиной и др.).

Итоги и перспективы ботанического изучения высокогорий Сибири // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 87—113.

1989. Редкие и исчезающие виды растений Тувинской АССР. Новосибирск: Наука. 270 с. (Совместно с В. М. Ханминчун, Д. Н. Шауло и др.).

Растения Западной Сибири (Ивовые — Астровые). Учебное пособие. Новосибирск: Изд-во НСХИ. 236 с. (Совместно с П. С. Иваровским).

В гостях у финских ботаников // Бот. журн. Т. 74. № 7. С. 1066—1070. (Совместно с В. М. Ханминчун, Д. Н. Шауло).

Растения Западной Сибири (однодольные). Учебное пособие. Новосибирск: Изд-во НСХИ. 112 с. (Совместно с П. С. Иваровским).

1990. Geography and phytocoenotic role of *Pteridium aquilinum* in Siberia // Bracken biology and Management. Australian institute of Agriculture Science Publ. № 40.

Лекарственные растения Сибири при сердечно-сосудистых заболеваниях (набор открыток). Новосибирск. (Совместно с Н. В. Казариновой, В. М. Евглевским).

Новый вид рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) с Алтая // Бот. журн. Т. 75. № 11. С. 1567—1569. (Совместно с И. Н. Пшеничной).

1991. Полыни Сибири (систематика, экология, химия, хемосистематика, перспективы использования). Новосибирск: Наука. 124 с. (Совместно с Т. П. Березовской, В. П. Амельченко, Е. А. Серых).

Культурные травянистые декоративные растения СССР // Тез. докл. IV Конгресса Европейско-Средиземноморского отд. МАБС. Тбилиси. (Совместно с Р. А. Карписоновой).

Лекарственные растения Сибири при сердечно-сосудистых заболеваниях. Новосибирск: Наука. 240 с. (Совместно с Н. В. Казариновой, М. Н. Ломоносовой, В. М. Триль и др.).

1992. Флора Сибири. *Salicaceae — Amaranthaceae*. Новосибирск: Наука. Т. 5. 312 с. (Совместно с М. Н. Ломоносовой, Н. М. Большаковым, Л. И. Кашиной и др.).

Лекарственные растения республики Саха (Якутия), применяемые при заболеваниях сердечно-сосудистой системы. (Брошюра). Новосибирск. 42 с. (Совместно с Н. В. Казариновой, В. М. Шергиным, А. М. Шургая).

1993. Новый вид рода *Valeriana* из Магаданской области // Сибирский биол. журн. № 5. С. 83—86. (Совместно с А. Н. Беркутенко).

The genus *Bupleurum* in the highlands of North-Eastern Asia and Alaska // Abstr. XV Internat. Bot. Congr., Yokogama, Japan, 255 p.

1994. Генетические основы интродукции дикорастущих декоративных растений // Интродукция и акклиматизация растений. Новосибирск. С. 33—37. (Совместно с Т. А. Павловой).

Chemotaxonomy of Siberian Sagebrush species (*Compositae*) // Intern. Compositae Conf. Royal Botanic Gardens «*Compositae*: Systematics, Biology Utilization». Kew, 24 July—5 August 1994. London. 97 p. (With G. I. Vysochina, L. G. Nekypelova).

Международный ботанический Конгресс // Сибирский экологический журн. Т. 1. С. 87—89.

1995. Создание ИПС для задач ботанической географии (1-й этап — АРМ «Флорист-1») // Информационные системы в науке — 95. М.: Фазис. С. 61—62. (Совместно с В. И. Красинским, И. А. Артемовым, С. В. Николаевым).

Ботанические компьютерные базы данных в ЦСБС СО РАН // Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях. СПб. С. 26—27. (Совместно с В. И. Красинским, И. А. Артемовым).

Растительный мир // Состояние окружающей природной среды в Новосибирской обл. в 1994 г.: Доклад областного комитета охраны окружающей среды и природных ресурсов. Новосибирск. С. 47—50. (Совместно с А. С. Смирновым).

1996. Растительный мир // Состояние окружающей природной среды в Новосибирской обл. в 1995 г.: Доклад областного комитета охраны окружающей среды и природных ресурсов. Новосибирск. С. 57—61.

Красная книга республики Алтай (растения). Новосибирск. 130 с. (Совместно с А. Г. Манеевым, И. Н. Пшеничной, Н. В. Федоткиной и др.).

Леонид Михайлович Черепнин. К 90-летию со дня рождения (1906—1961) // Тез. докл. конф. «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока». Красноярск. С. 4—9.

Проблема биоразнообразия и филогении видов в роде *Bupleurum* (*Apiaceae*) // Там же. С. 169. (Совместно с Е. И. Вибе).

Ботанические компьютерные базы данных и анализ флористической информации // Тр. IV Междунар. симп. «Глобальный мониторинг и Убсунурская котловина». М. С. 81—87. (Совместно с В. И. Красинским, И. А. Артемовым).

1997. Флора Сибири. Т. 13. *Compositae*. Новосибирск: Наука. 472 с. (Совместно с М. Н. Ломоносовой, Н. Н. Тупицыной, О. С. Жировой и др.).

О североазиатских и американских видах рода *Bupleurum* (*Umbelliferae*) // Флора и растительность Алтая. Барнаул: Изд-во АГУ. Вып. 1. С. 18—29.

Постановка задачи создания базы данных «PHYLONOM» по номенклатуре филогенетической системы А. Л. Тахтаджяна и перспективы ее применения // Компьютерная база данных в ботанических исследованиях. СПб. С. 50—51. (Совместно с В. И. Красинским).

Выявление знаний из содержимого гербарных этикеток (на примере рода *Artemisia* из Тувы в гербарии NS) // Там же. С. 45—49. (Совместно с В. И. Красинским).

Новый вариант базы данных «Флора Новосибирской области» // Там же. С. 24—25. (Совместно с А. А. Красниковым, П. А. Красниковым).

1998. Красная книга Новосибирской области (растения). Новосибирск: Наука. 144 с. (Совместно с Д. Н. Шауло, М. Н. Ломоносовой и др.).

Растительный мир // Состояние окружающей природной среды в Новосибирской обл. в 1997 г.: Доклад областного комитета охраны окружающей среды и природных ресурсов. Новосибирск. С. 62—67. (Совместно с А. С. Смирновым, В. П. Роговцевым).

On Northern Asian and North American species of *Bupleurum* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 2. С. 120—127.

The role of Siberian botanical gardens in development of food security priciples // V Intern. Congr. of Botanical Gardens. S. Africa, Cape-Town. 18 p.

Флористические исследования в Республике Алтай // Динамика растительного покрова Алтая. Горно-Алтайск, С. 23—28.

1999. Красная книга республики Тыва (растения). Новосибирск: Изд-во СО РАН. 150 с. (Совместно с Д. Н. Шауло, В. М. Ханминчун и др.).

Some peculiarities of compositae Genesis and distribution in Siberia // XVI Intern. bot. congr. St. Louis, USA, August 1—7, Abstracts. 360 p. (With E. Wiebe, T. Romanenko).

Сложноцветные Сибири и роль немецких ученых (в том числе и российских немцев) в исследовании их таксономии // Междунар. научн. семинар по проблемам экологии Сибири. Новосибирск. С. 10—13.

The role of Herbaria in Siberian Botanical Gardens // XVI International Botanical Congress. Abstracts, St. Louis, USA, August 1—7. 1999. 476 p.

База данных «Флора Новосибирской области» (MS ACCESS 7.0/Windows 95) // Информационно-поисковые системы в Зоологии и Ботанике: Тез. Междунар. Симпозиума: Тр. Зоологического ин-та РАН. 1999. Т. 278. С. 105—106. (Совместно с А. А. Красниковым, Д. Н. Шауло).

Flora of Novosibirsk Region Database // Там же. 105 р. (With A. A. Krasnikov, D. N. Schaulo).

2000. По поводу некоторых видов во флоре Алтайского края // Turczaninowia. Вып. 1. С. 56—57.

По поводу некоторых публикаций в сибирской ботанической литературе // Turczaninowia. Вып. 1. С. 76—80.

Дополнения к флоре Сибири из семейства *Chenopodiaceae* // Turczaninowia. Вып. 3. С. 62—63. (Совместно с М. Н. Ломоносовой).

Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск: Наука. 428 с. (Совместно с М. Н. Ломоносовой, Д. Н. Шауло и др.).

Flora of Siberia. Vol. 1. *Lycopodiaceae* — *Hydrocharitaceae*. Enfield (NH) — Plymouth: Science Publishers, Inc. 190 p. (With L. Kashina, D. Shaulo et al.).

Rhodiola rosea (*Crassulaceae*) and the biological grounds for its introduction // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Novosibirsk, Russia: IC & G. Vol. 2. P. 115—116. (With E. F. Kim).

Красная книга Кемеровской области. Кемеровск. книжн. изд-во. 248 с. (Совместно с А. Т. Мальцевой, Л. О. Петункиной, Г. И. Яковлевой и др.).

Флористические исследования в Республике Алтай и перспектива их расширения // Горы и горцы Алтая и других стран Центральной Азии. Матер. междунар. симп. Горно-Алтайск. С. 68—73.

Применение теории нечетких множеств для определения семейств растений // Докл. Акад. наук. Т. 374. № 4. С. 565—567. (Совместно с В. И. Красинским).

Африка без Лимпопо // В мире растений. № 9. С. 2—7.

2001. Определитель растений Кемеровской области. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 477 с. (Совместно с Э. Д. Крапивкиной, М. Н. Ломоносовой и др.).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 9)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 58

© Е. А. Волкова[1], Ю. В. Гамалей[2], А. Ф. Потокин[3], Г. М. Кукуричкин[4], Н. П. Огарь[5], В. П. Кириллова[6], Н. Н. Цвелёв[7], В. В. Петровский[8]

ПАМЯТИ ЮРИЯ ВЛАДИМИРОВИЧА ТИТОВА (1938—2001)

E. A. VOLKOVA, Yu. V. GAMALEY, A. F. POTOKIN, G. M. KUKURICHKIN, N. P. OGAR, V. P. KIRILLOVA, N. N. TZVELEV, V. V. PETROVSKIY. IN MEMORIAM: YURIY VLADIMIROVICH TITOV (1938—2001)

[1,2,6,7,8] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[3] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С. М. Кирова
[4,5] Институт ботаники и фитоинтродукции Республики Казахстан
Поступила 11.05.2001

18 января 2001 г. скоропостижно скончался Юрий Владимирович Титов — талантливый ученый, геоботаник, луговед, доктор биологических наук. Его творческая деятельность была тесно связана с Ботаническим институтом Российской академии наук, Лесотехнической академией, с научными исследованиями во многих районах Европейской России, Сибири, Монголии, Китая.



В 1960 г. Ю. В. окончил лесохозяйственный факультет Лесотехнической академии в г. Ленинграде. Еще студентом он проявил большой интерес к научной работе. Выбранную в то время область исследований — изучение корневых взаимоотношений высших растений — он продолжал разрабатывать в Институте лесного хозяйства Карельской АССР, куда был направлен после окончания академии. В 1962 г. он поступил в аспирантуру при кафедре анатомии и физиологии растений ЛТА, возглавляемой в то время А. А. Яценко-Хмелевским. В те годы кафедра приняла в аспирантуру целую плеяду молодых людей, переполненных желанием участвовать в решении научных проблем, реализуя свои силы, идеи и дерзания. Из них быстро сложился энергичный творческий коллектив. Ю. В. был его душой, одним из тех, кто определял научную атмосферу на кафедре. Заражая всех своим энтузиазмом, он с огромным интересом участвовал в разработке и обсуждении всех кафедральных научных тем. Его способности к живым контактам, к преподаванию, помимо научного таланта, ярко проявились еще в аспирантские годы. В 1966 г. Ю. В. успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Аллелопатический фактор во взаимоотношениях некоторых лесных растений».

С 1966 г. начинается научная деятельность Ю. В. в Лаборатории биогеоценологии (а затем экспериментальной фитоценологии) отдела геоботаники Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН). Его интересовали вопросы взаимоотношений между растениями, их конкурентная способность, реакция на изменения внешних факторов,

что является основой строения растительных сообществ. Изучая физиологические механизмы взаимодействий между корневыми системами в сообществах тайги, он показал, что конкуренция между корневыми системами приобретает ведущее значение в дифференциации растений по морфологическим и физиологическим характеристикам, в процессах естественного отбора в лесных экосистемах.

Значительный период научной деятельности Ю. В. связан с Центральным лесным заповедником. Здесь он принимал активное участие в организации стационарных исследований, выполнял работу по монтажу и оснащению экспериментальной полевой лаборатории. Результатом интереснейших экспериментальных исследований явилась монография «Эффект группы у растений», опубликованная в 1978 г. В этой работе рассматриваются элементарные проявления борьбы за существование у растений, а именно в одновидовых группах и сообществах. Показаны особенности жизнедеятельности растений при одиночном и групповом произрастании, эффекты взаимоотношений растений в группах различной плотности, разного возрастного и биотопического состава, а также возможные механизмы эффекта группы и эффекта плотности у растений. Несмотря на то что некоторые выводы в этой работе носили дискуссионный характер, в целом работа имела большое теоретическое значение.

С 1973 г. Ю. В. переключается на новый объект исследований — луговые сообщества. Он участвует в разработке экспериментальной схемы опытов на научно-опытной станции БИН «Отрадное», а с 1977 г. руководит работами луговой группы Лаборатории экспериментальной фитоценологии по теме «Взаимоотношения растений в фитоценозах материковых лугов Северо-Запада европейской части СССР». Экспериментальная работа в «Отрадном» включала в себя изучение горизонтальной структуры луговых сообществ как естественных, так и сеяных лугов на различном агрофоне, а также установление внутриценотических отношений между видами. Эти исследования позволили выявить конкурентную способность луговых растений и особенности организации луговых сообществ. Итогом этой работы стала коллективная монография «Реакция суходольного луга на минеральные удобрения» (1987).

С 1978 г. район исследований Ю. В. расширяется на юг — он начинает работы по изучению реакции видовых популяций и луговых сообществ на антропогенные и природные факторы в пойме р. Хопёр (Хопёрский заповедник). Наблюдения, проведенные в течение 7 лет, дали возможность установить особенности динамики различных параметров сообществ в зависимости от погодных условий, гидрологического режима поймы и режима использования сообществ. Эти материалы послужили основой для оценки устойчивости настоящих пойменных лугов, остепненных лугов и псаммофитных сообществ к весенним паводкам, весенне-летним засухам и различным режимам их использования.

В Хопёрском заповеднике, как и на всех предыдущих стационарах, где работал Ю. В. Титов, проявились его выдающиеся организаторские способности. Совместно с руководством заповедника здесь был оборудован удобный стационар для работы, приобретено необходимое снаряжение, привлечены для работы сотрудники как БИН, так и заповедника. По его инициативе и при его постоянном содействии в 1979—1983 гг. в заповеднике была проведена полная инвентаризация флоры и затем опубликована монография Н. Н. Цвелёва «Флора Хопёрского заповедника». Его бурная исследовательская деятельность оказывала большое влияние на ботаников заповедника и вдохновляла их на проведение научной работы. Результаты ее были опубликованы в серии статей, а также в монографии «Динамика травяной растительности поймы р. Хопёр» (в соавторстве с Е. В. Печенюк). На основе работ в «Отрадном», а также в Хопёрском заповеднике, в 1988 г. Ю. В. защитил докторскую диссертацию на тему «Организация и динамика луговых сообществ (при разных режимах хозяйственного использования)».

Особый этап жизни и творческой деятельности Ю. В. связан с исследованиями в Монголии. Здесь он в полной мере проявил себя как талантливый ученый и прекрасный организатор. С 1985 по 1990 г. Ю. В. Титов был научным руководителем комплексных исследований на луговом стационаре «Шамар» и работ по картирова-

нию антропогенной нарушенности экосистем речных долин Монголии. Его отличала необычайная тщательность в проведении исследований, он очень строго относился к интерпретации данных, не допуская необоснованных выводов и заключений. В работе на луговом стационаре особенно проявилась его широкая научная эрудиция, он одинаково хорошо разбирался в вопросах почвоведения, агрохимии, физиологии растений, находил новые интересные аспекты взаимосвязи этих наук и системного анализа результатов.

Ю. В. не мыслил своих исследований без проведения основательного флористического изучения территорий, на которых ему доводилось работать. Как правило, по его инициативе к таким работам привлекались квалифицированные специалисты, которых он увлекал своим энтузиазмом и неизменным живым интересом к проблемам флористики. Во время работы Ю. В. в Северной Монголии в его отряде и на стационаре постоянно сотрудничали флористы, проводившие инвентаризацию местных флористических комплексов и специальные эколого-ценотические исследования. В частности, на луговом стационаре «Шамар» впервые на территории Монголии были проведены исследования методом конкретных флор, проанализированы флористические комплексы разных типов экотопов. Одаренный несомненным педагогическим талантом, Ю. В. живо, интересно и очень тактично привлекал молодых сотрудников (в основном студентов) к участию в сборе и обработке гербарных коллекций. Неудивительно, что в активе экспедиций, которые возглавил Ю. В., не последнее место занимают интереснейшие гербарные коллекции.

При всей разносторонности научных интересов Ю. В. пойменные луга были его основным объектом исследований на территории Монголии. Большой вклад внес Ю. В. в разработку методов и критериев оценки антропогенной нарушенности пойменной растительности, связав на биогеоценотической основе все знания о пойменно-долинных экосистемах, их структуре, динамике, географии и экологии. Эти разработки были реализованы при создании «Карты экосистем Монголии».

В 1990—1991 гг. Ю. В. возглавил работы, проводимые БИН АН КНР. Целью этих работ было изучение процессов восстановления степной и лесной растительности на Лессовом плато Китая (в пределах пров. Шэньси). В результате полевых исследований на этой территории была дана оценка состояния растительности, а также характера и скорости восстановления различных типов растительных сообществ в системе гидротехнических и лесомелиоративных мероприятий, препятствующих эрозии почв.

С 1992 г. начинается новый творческий этап в жизни Ю. В. Он возглавил кафедру ботаники и дендрологии Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии им. С. М. Кирова. За небольшой период (до 1995 г.) Ю. В. удалось значительно поднять учебный и научный уровень работы кафедры. Привлекая к созданию учебно-методических пособий сотрудников Ботанического ин-та, он корректировал преподаваемый материал, вводя в него новые достижения ботанической науки. Его лекции отличались оригинальностью, насыщенностью фактическим материалом и опытом собственных наблюдений. Активно участвуя в учебном процессе и научных исследованиях, он постоянно вовлекал в эту сферу деятельности студентов и аспирантов. С первых дней работы на кафедре началось возрождение гербарной коллекции, созданной еще в XIX в. И. П. Бородиным. На Международной конференции под эгидой ЮНЕСКО Гербарию кафедры ботаники и дендрологии был присвоен статус «национального», что является несомненной заслугой Юрия Владимировича.

Безграничный энтузиазм и оптимизм Ю. В. собирал вокруг него большое количество творческой молодежи. Обладая замечательными организаторскими способностями, он прекрасно совмещал научную и научно-организационную работу с педагогической деятельностью. В 1991 г. Ю. В. организует и возглавляет экспедицию в Западную Сибирь с целью исследования флоры и растительности малоизученного и труднодоступного района — поймы р. Таз. Ю. В. любил повторять: «Настоящий ботаник, геоботаник должен каждый полевой сезон проводить в экспедициях по лесам и весям». Свой богатый опыт полевого исследователя Ю. В. с энтузиазмом и

увлеченностью передавал молодым коллегам. Занимаясь геоботаническим исследованием поймы р. Таз в течение 3 полевых сезонов, Ю. В. по сути дела являлся одним из первых исследователей-ботаников, описавших подробно флору и растительность этого малоисследованного региона.

В поле Ю. В. работал спокойно, без суеты, четко планируя каждый последующий день. В конце каждого рабочего дня он подводил итоги, требуя от участников экспедиции привести в порядок материалы, собранные в течение дня. Ю. В. корректировал и уточнял данные, давая понять коллегам необходимость доработки материала именно здесь, в экспедиции. В результате этих исследований было проведено геоботаническое районирование поймы р. Таз, классификация растительности, составлена геоботаническая карта поймы и список флоры сосудистых растений.

С 1995 г. Ю. В. продолжил свою научную и педагогическую деятельность в Западной Сибири. Он бы приглашен в Нижневартовский государственный педагогический ин-т Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО). Здесь он организовал кафедру естествознания и экологии, работал проректором по научной работе. В 1999 г. Ю. В. перешел на работу в Сургутский государственный университет (СурГУ), где возглавил созданную им кафедру экологии. Работая в Сибири, Ю. В. стал инициатором и редактором научного сборника «Биологические ресурсы и природопользование», посвященного экологическим проблемам ХМАО. В 1997—1999 гг. вышло 3 выпуска этого сборника, 4-й выпуск вышел в свет уже без своего редактора. Ю. В. постоянно налаживал и поддерживал теснейшие контакты с ботаниками, когда-либо изучавшими флору и растительный покров ХМАО. На кафедре экологии СурГУ были начаты работы по сбору справочного гербария растений этого обширного Западно-Сибирского региона.

Параллельно с огромной организационной и педагогической нагрузкой Ю. В. продолжал активную научную работу. Он участвовал в экспедиционных исследованиях в бассейне р. Вах (крупный правый приток Оби в пределах округа). Под его руководством на местном материале подготовлены и защищены 2 кандидатские диссертации. В 1997—1998 гг. по программе, составленной Ю. В., обследован бассейн р. Сабун; в результате этих работ в верховьях р. Сабун был организован заповедно-природный парк «Сибирские Увалы».

Ю. В. прекрасно понимал необходимость проведения прикладных экологических исследований. При его непосредственном участии были начаты опыты по фиторекультивации нефтяных разливов. В области поймоведения — это разработка концепции кадастровой оценки пойменных земель и др.

В Ханты-Мансийском автономном округе остро стоит проблема озеленения молодых северных городов: необходима разработка травосмесей для газонов, подбор ассортимента древесных растений. Для научного решения этой проблемы нужна серьезная экспериментальная база. Последний год жизни Ю. В. посвятил организации ботанического сада в г. Сургуте. Под руководством Ю. В. творческий коллектив подготовил проект, предполагающий организацию крупного научно-исследовательского центра с лабораториями, оранжереями, интродукционными питомниками. В настоящее время проект находится на рассмотрении в городской администрации. На Севере Ю. В. не ощущал себя временщиком, он основательно подходил к решению тех задач, которые ставила перед ним жизнь.

Ю. В. был необычайно увлеченным человеком. Его творческий путь — это путь истинного ученого: огромная любознательность, постоянный поиск, широта научных взглядов и интересов. Начав с физиолого-биохимических исследований отдельных видов растений, Ю. В. перешел к изучению организмов и популяций, потом сообществ и экосистем, а в последние годы он руководил комплексными экологическими исследованиями и занимался вопросами экологического образования и просвещения.

Ю. В. Титов останется в памяти своих коллег и учеников как яркая неординарная личность. Его творческая энергия передавалась всем окружающим. И даже в трудных условиях длительных экспедиций она заряжала коллектив неугасаемым оптимизмом

и вдохновением. Он был мудрым человеком, в работе шел крупными шагами, любил жизнь, умел шутить, умел ценить красоту природы. Вся его жизнь была проникнута духом свободы и радости созидания.

Список опубликованных работ Ю. В. Титова

1962. О причинах угнетения ели в чистых густых еловых молодняках // Тез. докл. на науч.-технич. конф. Ин-та леса КФ АН СССР. Петрозаводск. С. 38—39.

1964. Прибор для сбора корневых выделений // Вопросы физиологии и экологии растений Севера. Л. С. 147—149.

1965. Аллелопатический фактор во взаимоотношениях некоторых лесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 16 с.

О биохимическом влиянии лесных злаков на хвойные растения // Тез. докл. на 1-м Всесоюз. симпоз. по аллелопатии. М. С. 46—47.

1967. О некоторых подходах к изучению конкуренции растений в фитоценозах // Сообщения по анатомии и физиологии древесных растений. Л. С. 73—76.

(Рецензия). А. М. Гродзинский «Аллелопатия в жизни растений и их сообществ» // Бот. журн. Т. 52. № 5. С. 723—725. (Совместно с Г. Б. Гортинским).

1968. О биохимическом влиянии лесных злаков на всходы сосны и ели // Лесоведение. № 4. С. 14—27.

1969. Методы сбора корневых выделений и изучения выделительной деятельности корней // Механизмы взаимодействий растений в биогеоценозах / Под ред. В. Г. Карпова. Л. С. 96—110.

Процессы дифференциации растений в сообществе и водоудерживающая способность листьев // Тез. докл. на Всесоюз. совещ. по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах. Минск. С. 137—138.

Явление токсикоза подзолистой почвы в чистом густом еловом молодняке // Проблемы ботаники. Л. Т. 11. С. 229—236.

1970. О влиянии корней ели на водный режим и биологическую активность подзолистых почв южной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги / Под ред. В. Г. Карпова. Л. С. 107—117.

1971. Влияние корней ели на биологическую активность и азотный режим подзолистых почв // Лесоведение. № 4. С. 9—20.

1972. Вопросы экспериментального моделирования популяционных систем // Тез. докл. на симпоз. «Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ». Л., 83 с.

1973. Динамика поступления опада и его разложения в еловых лесах южной тайги // Тез. докл. на Всесоюз. совещ. по биогеоценологии и методам учета первичной продукции в еловых лесах. Петрозаводск. С. 85—86. (Совместно с В. В. Малишевской).

Основные особенности почвенной микрофлоры // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Под ред. В. Г. Карпова. Л. С. 27—34.

1975. Исследование эффекта группы. I. Сезонная динамика скорости прорастания семян и роста первичного корешка *Vicia sativa* при одиночном и групповом произрастании // Бот. журн. Т. 60. № 9. С. 1351—1360.

Некоторые предложения к усовершенствованию экологической терминологии // Экология. № 4. С. 13—19.

Разногодичные колебания массы опада в еловых лесах // Лесоведение. № 4. С. 59—68. (Совместно с В. В. Малишевской).

1976. Влияние режима конкуренции на изменчивость и продуктивность луговых растений // Тез. докл. на 5-м Всесоюз. совещ. по физиолого-биохимическим основам взаимодействия растений на фитоценозах. Киев. С. 98—99. (Совместно с О. И. Балацкой).

Изучение взаимоотношений растений в элементарных группах // Там же. С. 96—98.

Системный подход в изучении взаимоотношений растений в сообществах // Биофизические и системные исследования в лесной биогеоценологии: Тез. докл. на Всесоюз. симпоз. Петрозаводск. С. 58—60.

1977. Как поднять продуктивность лугов Приозерского района // Газета «Красная звезда». № 124.

О конкурентной способности некоторых злаков // Структура и динамика растительного покрова. Тез. докл. М. С. 111—112.

О начальных стадиях разложения растительного опада в еловых лесах южной тайги // Экология. № 3. С. 29—35. (Совместно с В. В. Малишевской).

1978. Исследование эффекта взаимодействия растений в элементарных группах // Проблемы аллелопатии. Киев. С. 9—20.

Эффект группы у растений. Л. 151 с.

1982. Влияние весенних паводков на динамику степной растительности в пойме р. Хопёр // Бот. журн. Т. 67. № 10. С. 1385—1390. (Совместно с Е. С. Нескрябиной).

О временной структуре фитогенного поля // Тез. докл. на 5-й Респ. конф. по пробл. аллелопатии. Киев. С. 41—43.

Опыты с трансплантацией растений в луговые фитоценозы // Бот. журн. Т. 67. № 6. С. 743—752.

1984. Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89. Вып. 6. С. 44—55. (Совместно с С. Н. Шереметьевым).

Реакция травяных сообществ поймы р. Хопёр на природные и антропогенные факторы // Бот. журн. Т. 69. № 5. С. 624—635. (Совместно с Е. С. Нескрябиной, В. Д. Друзиной).

1985. Влияние заповедного режима на состояние травяных сообществ в пойме р. Хопра // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90. Вып. 6. С. 121—128. (Совместно с Е. С. Нескрябиной).

1986. Влияние водяной полевки на пойменные луга // Бот. журн. Т. 71. № 2. С. 231—237. (Совместно с Н. Ф. Марченко).

Изучение динамики травяной растительности поймы // Природные ресурсы заповедных территорий, перспективы их охраны в условиях ускоренного научно-технического прогресса: Тез. докл. Воронеж. С. 6—17. (Совместно с Е. С. Нескрябиной).

О перспективах развития и особенностях научных исследований в Хопёрском заповеднике // Там же. С. 6—8. (Совместно с А. И. Зобовым, А. А. Золотаревым).

Организация, динамика и устойчивость луговых сообществ // Общие проблемы биогеоценологии: Тез. докл. на 2-м Всесоюз. совещ. по биогеоценологии. М. Т. 1. С. 137—139.

(Рецензия). Всесоюз. совещ. «Продуктивность сенокосов и пастбищ». Пущино, 23—25 апреля 1985 г. // Бот. журн. Т. 71. № 7. С. 985—987.

1987. Введение // Реакция суходольного луга на минеральные удобрения / Под ред. В. И. Василевича. Л. С. 3—6.

Видовой состав, соотношение доминантов и продуктивность травостоев // Там же. С. 27—43. (Совместно с В. Н. Макаревич).

Заключение // Там же. С. 151—152.

Изменения естественных и сеяных лугов под влиянием удобрений. Состояние вопроса // Там же. С. 23—27.

Общие выводы и рекомендации // Там же. С. 138—150.

Реакция компонентов лугового фитоценоза на минеральные удобрения. Принципы и подходы // Там же. С. 56—58.

Реакция некоторых видов злаков и разнотравья на удобрения в модельных и естественных ценозах // Там же. С. 58—79.

Сравнительный анализ реакции видов на минеральные удобрения в луговом фитоценозе // Там же. С. 99—105.

Формирование структуры сообществ // Там же. С. 43—55.

Характеристика объектов исследований // Там же. С. 7—22. (Совместно с В. Д. Друзиной, В. П. Кирилловой).

Луга Хопёрского заповедника, их рациональное использование и охрана // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж. С. 100—109. (Совместно с Е. С. Нескрябиной).

Татмын научн. зарим булгэмдмийн биобушээмж // Татмын нугад хадлан уйлдвэрлэл эргимжуулэх ассуудал. Улан-Баатар-Сухбаатар. (На монг. яз.). С. 19—21. (Совместно с Н. П. Огарь, Б. Баясгалан, Б. Энхбаяр, Ж. Чинбат).

1988. Организация и динамика луговых сообществ (при разных режимах хозяйственного использования): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. 32 с.

Организация и организованность луговых сообществ // Перспективы теории фитоценологии. Тарту. С. 154—159.

Устойчивость пойменных лугов к заповедному режиму // Охрана гено- и ценофонда травяных биогеоценозов: Тез. докл. Свердловск. С. 110—111. (Совместно с Е. В. Николаевым).

1989. Методические рекомендации по оценке и картографированию современного состояния экосистем МНР (долины и поймы рек). Улан-Батор. 108 с. (Кол. авторов).

1990. Анализ экониш видов в удобряемом луговом сообществе // Бот. журн. Т. 75. № 4. С. 573—579.

Динамика травяной растительности поймы р. Хопёр / Под ред. Р. В. Камелина. Л. С. 93—139. (Совместно с Е. В. Печенюк).

Комплексные исследования пойменных экосистем в МНР // Тез. докл. на Междунар. конф. «Экология и природопользование в Монголии». Улан-Батор. С. 31—32. (Совместно с Н. П. Огарь, Д. Баясгалан, Т. М. Заславской и др.).

Методы оценки современного состояния экосистем речных пойм МНР. Улан-Батор. 49 с. (Совместно с Н. П. Огарь, Л. Л. Убугуновым, В. И. Убугуновой).

О биологических механизмах устойчивости травяных экосистем к антропогенным воздействиям // Устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям: Тез. докл. Фрунзе. С. 57—59.

Пойменно-долинные экосистемы МНР, их антропогенная трансформация и картографирование // Тез. докл. на Междунар. совещ. «Методологические вопросы оценки состояния природной среды МНР». Пущино. С. 106—108. (Совместно с Н. П. Огарь, Т. М. Заславской, Л. Л. Убугуновым, В. И. Убугуновой).

1993. Организация, организованность и устойчивость луговых сообществ // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 98. Вып. 4. С. 54—65.

Растительность центральной части Лессового плато Китая и ее современная динамика // Бот. журн. Т. 78. № 6. С. 80—85. (Совместно с Е. А. Волковой).

1994. Гербарий имени И. П. Бородина Санкт-Петербургской лесотехнической академии // Известия СПб. лесотехнической академии. Вып. 2. С. 191—200. (Совместно с Т. В. Крестовской, А. Ф. Потокиным).

Проблемы сохранения травяной растительности в лесных заповедниках // Лесное хозяйство и многообразие природы: Тез. докл. на Финско-Российском семинаре. Йоэнссуу. С. 444—445. (На рус. и англ. яз.).

1995. Геоботаническое районирование поймы реки Таз // Сибирский экологический журн. Т. 11. № 4. (Совместно с А. Ф. Потокиным, И. Ф. Садековой).

1996. Бореальные разнотравно-бобовые луга // Зеленая книга Сибири. Новосибирск. С. 305—306. (Совместно с А. Ф. Потокиным).

Растительность поймы реки Таз в верхнем течении // Бот. журн. Т. 81. № 6. С. 62—72. (Совместно с А. Ф. Потокиным, И. Ф. Садековой).

Экстразональные таежные высокотравные луга // Зеленая книга Сибири. Новосибирск. С. 306—308. (Совместно с А. Ф. Потокиным).

Floodplain forests of the taiga zone of Western Siberia // Forests — A Global Perspective / Ed. by S. K. Majumbar. Pennsylvania, USA. P. 390—402.

1997. Зеленые насаждения г. Нижневартовска // Биологические ресурсы и природопользование. Нижневартовск. Вып. 1. С. 63—73.

Предисловие // Там же. С. 3—4.

Растительный покров молодой поймы реки Вах // Там же. С. 29—42. (Совместно с Е. С. Овечкиным).

Редкие луговые сообщества с горечавкой легочной // Там же. С. 82—86. (Совместно с Е. С. Овечкиным, А. Ф. Потокиным).

1998. Пойменные леса таежной зоны Западной Сибири // Биологические ресурсы и природопользование. Нижневартовск. Вып. 2. С. 3—21. (Совместно с С. В. Васильевым).

Цели, задачи и содержание экологического образования в современных условиях // Тез. докл. на 1-й Окружной конф. по экологическому образованию. Ханты-Мансийск. С. 6—8.

2000. Растительность поймы реки Вах. Нижневартовск. 123 с. (Совместно с Е. С. Овечкиным).

Учебно-методические пособия

1994. Морфология и систематика растений // Уч.-метод. пособие к проведению учебной практики для студентов специальности 31.12. СПб.: Изд. ЛТА. С. 30—44. (Совместно с М. Е. Игнатьевой, Г. П. Минкевич).

1996. Морфология растений // Лабораторный практикум для студентов специальности 31.12. СПб.: Изд. ЛТА. С. 24—81. (Совместно с А. С. Радионовой, Г. П. Минкевич).

1997. Флора и растительный покров (глава 3) // 200 лет лесному и опытному делу в Лисинском учебно-опытном лесхозе. Уч. пособие. СПб.: Изд. ЛТА. С. 21—35. (Совместно с А. А. Егоровым).

Флора Лисинского учебно-опытного лесхоза // Уч. пособие. СПб.: Изд. ЛТА. С. 42—96. (Совместно с А. А. Егоровым).

1998. Природоведение // Уч.-метод. пособие для студентов педагогических вузов. Нижневартовск: Изд-во НГПИ. С. 45—145. (Совместно с Г. Н. Гребенюк, Е. С. Овечкиным).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

© А. Е. Васильев

P. R. Bell, A. R. Hemsley. Green plants. Their origin and diversity. Second edition. Cambridge, 2000. 349 p. (П. Р. Белл, Э. Р. Хемсли. Зеленые растения. Их происхождение и разнообразие. Кембридж, 2000. 349 с.)

A. E. VASSILYEV. *P. R. BELL, A. R. HEMSLEY.* GREEN PLANTS. THEIR ORIGIN AND DIVERSITY. CAMBRIDGE, 2000

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
e-mail: vas@kdl537.spb.edu

Хотя на титульном листе учебника (см. рисунок) значится, что это 2-е издание, на самом деле это уже 5-е издание, показатель того, что этот учебник стал классическим. Первые 3 издания под названием «Разнообразие зеленых растений» («Diversity of green plants») были написаны P. Bell в соавторстве с C. L. Woodcock (3-е издание вышло в 1984 г.). 4-е издание под тем же названием, что и 5-е, было опубликовано под единоличным авторством Bell в 1992 г. Привлечение Hemsley, палинолога и специалиста по эволюции растений, в качестве 2-го соавтора учебника способствовало обсуждению в нем последних палеоботанических данных и результатов применения современных методов изучения происхождения и филогенетических связей разных групп растений.

Книга состоит из 9 глав. В 1-й главе дается общая характеристика царства растений, включая описание ультраструктуры фототрофной клетки, рассматриваются симбиотическая и автогенетическая (плазмидная) гипотезы происхождения эвкариотической клетки, эволюционные последствия фотосинтеза, геологическое время возникновения отдельных групп и органов растений, понятие о жизненных циклах, эволюция полового воспроизводства. Царство растений рассматривается как состоящее из 2 подцарств — *Algae* и *Embryophyta*, причем последнее подразделяется всего на 2 отдела — *Bryophyta* и *Tracheophyta*.

В последующих 8 главах дается концентрированная характеристика групп растений, расположенных последовательно в соответствии с традиционной их классификацией: водоросли, мхи, папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные. При этом в книге представлена самая последняя информация об особенностях групп растений, известных только в ископаемом состоянии, приведены сведения об ультраструктуре и физиологии, необходимые для понимания современных концепций развития растений. В результате читатель получает полное представление о разнообразии и истории растительного мира.

Водоросли, которые, согласно принятой в учебнике классификации, подразделяются на 13 отделов, рассматриваются в 3 главах, в совокупности занимающих несколько меньше трети объема книги. В главе 2 дано описание прокариотического отдела *Cyanophyta* (*Cyanobacteria*) и эвкариотического отдела *Rhodophyta*, объединенных по признаку отсутствия (или присутствия в небольшом количестве) хлорофилла b и отсутствия хлорофилла с. Описанию этих групп организмов предпослан раздел «Биологические особенности водорослей», в котором значительное место

GREEN PLANTS

Their Origin and Diversity

Second Edition

PETER R. BELL &

ALAN R. HEMSLEY

Cambridge

уделено ультраструктуре и физиологии. В 3-й главе дается характеристика следующих 4 отделов водорослей, объединенных по признаку наличия в их клетках хлорофиллов a и b. Это прокариотические формы *Prochlorophyta* (*Prochloron*, *Prochlorohrix* и *Prochlorococcus*) и эвкариотические *Chlorochniophyta*, *Chlorophyta* (с классами *Prasinophyceae*, *Chlorophyceae*, *Ulvophyceae*, *Charophyceae*, *Pleurastrophyceae*) и *Euglenophyta*. Последняя, 4-я, «водорослевая» глава посвящена 7 отделам водорослей, объединенным по наличию у всех их представителей хлорофиллов a и c — *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Bacillariophyta*, *Phaeophyta*, *Haptophyta*, *Dinophyta* и *Cryptophyta*.

Описание водорослей (как, впрочем, и остальных групп растений) сделано по единому плану, включающему условия обитания, состав пигментов, тип запасных веществ, химический состав клеточных оболочек, структуру и ультраструктуру клеток (в том числе жгутиков у подвижных форм), характеристику жизненных циклов и жизненных форм. Описание водорослей завершается разделом, в котором рассматриваются эволюционные и морфологические тенденции в этой группе организмов. Указывается, что многие представители современных водорослей (например, *Flori-*

deophycidae среди *Rhodophyta* и *Charales* среди *Chlorophyta*) не имеют связей с остальными группами. Прокариотические водоросли возникли около 3 млрд лет назад, эвкариотические — 2 млрд. Подчеркивается, что в эволюции водорослей естественный отбор не мог играть существенную роль ввиду постоянства среды обитания. При анализе жизненных циклов водорослей под углом зрения преобладания в них гапло- или диплофазы отмечается уникальность подкласса *Florideophycidae* среди красных водорослей, состоящая в сложности дипло-гаплонтовых циклов их развития, которые тем не менее возникли уже в палеозойское время. Диплонтовый тип, при котором диплоидная фаза преобладает, а гаплофаза представлена лишь гаметами, встречается у диатомовых водорослей, *Fucales*, а также у немногих представителей других водорослей. Этот тип сходен с наблюдаемым у большинства животных. Если апогамия у водорослей может происходить, то апоспория (образование гаметофитных растений из зигот) индуцируется только в экспериментах. Правда, наличие исключительно апогамных циклов, соответствующих таковым у сосудистых растений, у водорослей полностью доказано не было.

Глава 5 посвящена отделу *Bryophyta*, в которой авторы включают 3 класса — *Marchantiopsida*, *Anthocerotopsida* и *Bryopsida*. Эти наиболее просто устроенные наземные растения играли и играют заметную роль как компоненты растительности. При описании общих особенностей бриофитов авторы подчеркивают отсутствие у них корней и лигнина в клеточных оболочках, обычное отсутствие проводящей системы, слабое развитие экзины у спор и наличие проницаемой для воды кутикулы у наружных стенок клеток гаметофитной фазы, преобладающей в цикле развития. Из 7 порядков *Marchantiopsida* авторы более или менее подробно останавливаются на *Marchantiales*, *Jungermanniales* и *Metzgeriales*, а для небольших порядков *Sphaerocarpales* и *Calobryales* отмечаются лишь их наиболее специфические черты. Подчеркивается, что уникальной особенностью клеток гаметофитов антоцеротовых является наличие единственного хлоропласта со сложным пиреноидом, отсутствующим у других бриофитов. Это привело к предположению, что антоцеротовые стоят ближе к водорослям, чем к другим бриофитам. Однако наличие сходных с устьицами ограниченных двумя клетками «слизевых пор» с нижней стороны слоевища и продолжительное нарастание колонок спорофитов сближают их с сосудистыми растениями. Длительное существование спорофита, который может переживать гаметофит, указывает на то, что у предковых форм спорофит мог вести независимое существование от гаметофита. Для наиболее крупного среди бриофитов класса *Bryopsida* характерны выраженность протонемной фазы гаметофита, наличие листьев и многоклеточных ризоидов, рост спорофита из апикальной клетки. Представители 3 порядков этого класса — *Sphagnales*, *Andreaeales* и *Bryales* различаются по структуре протонемы и коробочки, а также по ультраструктуре сперматозоидов. Особый раздел главы о бриофитах посвящен мхам как удобному материалу для изучения закономерностей морфогенеза in vitro в различных экспериментах.

При рассмотрении вопроса о происхождении бриофитов отмечается их сходство с харовыми водорослями, включая их строение, особенности развития, наличие гликолатоксидазы, строение макромолекул. Достоверные ископаемые остатки предков мохообразных отсутствуют, поэтому обсуждаемые в книге гипотезы о том, каким образом они могли возникнуть от водорослевых предков, базируются на анализе современных растений. Согласно данным макромолекулярного анализа, печеночники и мхи представляют собой независимые эволюционные линии и, возможно, возникли из разных переходных архегониатных форм. Изучение митохондриальной ДНК указывает на то, что первые наземные растения имели облик печеночников. Тем не менее бриофиты не имеют никакого родства даже с самыми просто устроенными сосудистыми растениями, ископаемыми или ныне живущими.

В 6-й главе рассматриваются первые сосудистые растения, возникшие в верхнем силуре (включая протрахеофиты и риниофитоиды), приводится подразделение отдела *Tracheophyta* (с кладограммой) на подотделы, классы и порядки, а также дается характеристика плаунов и хвощей. Протрахеофиты и риниофитоиды еще не обладали

трахеидами, но по внешней морфологии и циклу развития не отличались от своих сосудистых сородичей. Вероятно, проводящая система при становлении сосудистых растений возникала многократно. Недостаточно освещен переход от водорослей к сосудистым растениям (было в предыдущем издании). Отдел *Tracheophyta* подразделяется в книге на 2 подотдела — *Pteridophytina* (споровые сосудистые растения) и *Spermatophytina*. Термин «высшие растения» авторы не употребляют, что согласуется с общепринятой на Западе нормой. Подотдел споровых включает 27 порядков, объединенных в 9 классов — *Rhyniopsida*, *Zosterophyllopsida*, *Lycopodiopsida*, *Trimerophytopsida*, *Equisetopsida*, *Cladoxylopsida*, *Polypodiopsida* (*Leptosporangiatae*), *Polypodiopsida* (*Eusporangiatae*) и *Progymnospermopsida* (растения с древесиной, характерной для голосеменных), из них 5 классов — вымершие растения. Подотдел семенных растений состоит из 5 классов голосеменных — *Lyginopteropsida* (семенные папоротники с порядками *Lyginopteridales* и *Medullosales*), *Pinopsida* (с порядками *Cordaitales*, *Voltziales*, *Pinales*, *Taxales*), *Ginkgoopsida* (*Ginkgoales*), *Cycadopsida* (*Cycadales*, *Glossopteridales*, *Caytoniales*, *Bennettitales*, *Pentoxylales*) и *Gnetopsida* (оболочкосеменные с порядками *Gnetales*, *Welwitschiales*, *Ephedrales*) и 2 классов покрытосеменных — *Magnoliopsida* (двудольные, 64 порядка) и *Liliopsida* (однодольные, 20 порядков). При этом цветковые растения понимаются шире, чем покрытосеменные. К цветковым растениям («антофитам», авторы берут это слово в кавычки) относятся не только покрытосеменные, но и класс *Gnetopsida*, а также порядки *Bennettitales* и *Pentoxylales* из класса *Cycadopsida*.

В 6-й главе описаны происхождение, морфология, анатомия вегетативных и репродуктивных органов (включая организацию стелы), ультраструктура некоторых типов клеток, размножение и циклы развития первых 6 классов споровых растений, из которых 4 известны только в ископаемом состоянии.

7-я глава посвящена 9 порядкам и 2 классам (эвспорангиатных и лептоспорангиатных) папоротников. Основное место (23 страницы из 40) в главе отведено порядку *Polypodiales*. Рассматриваются следующие вопросы: жизненные формы и практическое использование, рост стебля, образование и структура стелы, экспериментальные исследования стелярной морфологии, другие особенности анатомии стебля, структура корней, морфология и анатомия вегетативных листьев, структура спороносящих листьев и природа спорангиев, расположение и развитие спорангиев и спор, гаметофитная стадия, экспрессия пола у гаметофитов, дифференциация гамет, оплодотворение и эмбриогения, эволюция. Псилотовые в качестве порядка *Psilotales* рассматриваются в составе класса эвспорангиатных папоротников на основании данных кладистического анализа и сходства их гаметофита и спорофита с некоторыми папоротниками (например, *Stromatopteris*) из Новой Каледонии.

В 8-й (наиболее крупной) главе рассматриваются голосеменные. Вначале дается краткая характеристика класса *Progymnospermopsida* — группы вымерших (средне- и позднедевонских) растений (*Callixylon*, *Archaeopteris*, *Aneurophyton*, *Protopitys*), имевших сходные с хвойными жизненную форму (деревья), морфологию и анатомию, но размножавшихся все еще с помощью спор. Описание настоящих (как вымерших, так и ныне живущих) голосеменных предваряется анализом 3 кладограмм семенных растений. *Gnetopsida*, *Bennettitales* и *Caytoniales* обнаруживают сходство с покрытосеменными, *Cycadopsida* — с *Lyginopteridales* и *Medullosales*; происхождение *Pinopsida* (хвойных) неясно. Затем рассматриваются палеоботанические данные и приводятся подробные сведения о морфологии, анатомии вегетативных и репродуктивных органов, эмбриологии классов и порядков голосеменных. При этом репродуктивные структуры *Gnetopsida*, *Bennettitales* и *Caytoniales* называются цветками за сходство их спорангиофоров с околоцветником. Голосеменные растения возникали из *Progymnospermopsida* неоднократно. Среди голосеменных цикадовые имеют родство с семенными папоротниками, гинкговые — с кордаитами. И хотя эти 2 группы растений развивались независимо многие миллионы лет, они находятся на одном уровне продвинутости в отношении процесса репродукции. Наивысшую степень развития голосеменности обнаруживают *Gnetopsida*. Своеобразие женского гаметофита *Gne-*

tum и *Welwitschia* указывает на путь развития, который у промежуточных форм мог привести к зародышевому мешку покрытосеменных. Изучение нуклеотидных последовательностей нуклеиновых кислот и кладистический анализ морфологических признаков также свидетельствуют о том, что *Gnetopsida* наиболее близко стоит к покрытосеменным, чем остальные голосеменные. Однако признаки покрытосеменности у гнетовых, возможно, возникли вне связи с возникновением покрытосеменных, последние могли появиться раньше первых, а именно тогда, когда возникали *Bennettitales* и *Pentoxylales*.

Последняя, 9-я, глава посвящена покрытосеменным. Вначале кратко описываются их характерные черты, а затем подробно в отдельных разделах рассматриваются жизненные формы, развитие и анатомия стеблей, их хозяйственное использование, морфология, анатомия и развитие листьев, их экологическое и хозяйственное значение, структура и развитие корней, ростовые корреляции, мужские и женские репродуктивные структуры, женский гаметофит, архитектура цветка, опыление и оплодотворение, эмбриогенез, созревание плодов и семян, покой и прорастание семян, бесполое воспроизведение. Особые разделы посвящены возникновению покрытосеменных, эволюции их морфологических и анатомических особенностей (включая происхождение плодолистика, жизненных форм, структуру проводящей системы, листья, цветки и соцветия), адаптации к условиям среды, основным тенденциям эволюции этой группы растений.

Покрытосеменные, по-видимому, возникшие в нижнем мелу, имели сходство с современными представителями подкласса *Magnoliidae*. Это были травянистые и древесные растения с мелкими трехмерными цветками, напоминающими цветки *Piperaceae*, *Chloranthaceae* или *Laurus*. Из этих растений легко вывести однодольные. Кладистический анализ данных о структуре макромолекул и морфологии свидетельствует, что *Acorus* является наиболее примитивным родом среди ныне живущих однодольных. Отдаленными предками покрытосеменных были семенные папоротники. Данные кладистического анализа указывают, что они произошли от общего предка с *Bennettitales*, *Pentoxylales* и *Gnetopsida*.

Все разделы книги иллюстрированы многочисленными рисунками, схемами и черно-белыми фотографиями, что в значительной степени облегчает понимание текстового материала. Книга снабжена словарем и указателем терминов и латинских названий растений. Список рекомендованной литературы составлен отдельно к каждой главе и включает ссылки на самые последние публикации.

Книга заслуживает весьма высокой оценки. Крайне желателен ее перевод на русский язык: она была бы весьма полезной как для наших преподавателей, так и для студентов.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 9) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 9) Стр.